VISIT…

LANZAROTE
Caliente.COM

Высшее профессиональное образование

БОТАНИКА

В четырех томах

Том 1

Г. А. Белякова
Ю. Т. Дьяков
К. Л. Тарасов

ВОДОРОСЛИ И ГРИБЫ

Учебник



Естественные науки

ACADEMA

ВЫСШЕЕ ПРОФЕССИОНАЛЬНОЕ ОБРАЗОВАНИЕ

БОТАНИКА

В ЧЕТЫРЕХ ТОМАХ

ТОМ 1

Г. А. БЕЛЯКОВА, Ю. Т. ДЬЯКОВ, К. Л. ТАРАСОВ

ВОДОРОСЛИ И ГРИБЫ

Допущено
Учебно-методическим советом по биологии
Учебно-методического объединения
по классическому университетскому образованию
в качестве учебника для студентов, обучающихся
по направлению подготовки бакалавров,
специалистов и магистров 020200 «Биология»



Москва
Издательский центр «Академия»
2006

УДК 58(075.8)
ББК 28.5я73
Б448

Рецензенты:
д-р биол. наук, главный научный сотрудник лаборатории систематики и географии грибов Ботанического института РАН *И. В. Каратыгин*;
д-р биол. наук, зав. лабораторией альгологии Ботанического института РАН, проф. *К. Л. Виноградова*

Белякова Г. А.
Б448 Ботаника : в 4 т. Т. 1. Водоросли и грибы : учебник для студ. высш. учеб. заведений / Г. А. Белякова, Ю. Т. Дьяков, К. Л. Тарасов. — М. : Издательский центр «Академия». 2006. — 320 с.
ISBN-5-7695-2731-5 (т. 1)
ISBN-5-7695-2730-7

Учебник «Ботаника» включает новейшие данные в области систематики, морфологии, анатомии и ультраструктуры, физиологии и экологии растительноподобных организмов (водорослей, грибов, миксомицетов, сосудистых растений).

В первом томе учебника представлены современные взгляды на положение низших растительноподобных организмов в системе биоты, даны общие сведения о водорослях, миксомицетах и грибах, а также описаны таксоны, относящиеся к царству Cyanophyta, Euglenophyta, Myxomycota и Fungi.

Для студентов высших учебных заведений. Может быть полезен аспирантам и преподавателям педагогических, медицинских, лесотехнических и аграрных вузов.

УДК 58(075.8)
ББК 28.5я73

Оригинал-макет данного издания является собственностью Издательского центра «Академия», и его воспроизведение любым способом без согласия правообладателя запрещается

ISBN-5-7695-2731-5 (т. 1)
ISBN-5-7695-2730-7

© Белякова Г. А., Дьяков Ю. Т., Тарасов К. Л., 2006
© Образовательно-издательский центр «Академия», 2006
© Оформление. Издательский центр «Академия», 2006

ПРЕДИСЛОВИЕ

Появление во второй половине XX в. новых методических приемов, революционизировавших биологию, оказало кардинальное влияние на макросистематику организмов и положение отдельных таксонов в системе. Особенно сильным изменениям были подвержены низшие эукариоты, большинство которых традиционно относят к низшим растениям. К сожалению, многие отечественные и зарубежные учебные руководства отстают от современных взглядов на систематику низших эукариот.

Авторы первого и второго томов «Водоросли и грибы» предлагаемого вашему вниманию учебника «Ботаника» отступили от традиционной формы изложения материала и объединили рассматриваемые организмы не по эколого-трофическим свойствам (отдельно фотосинтезирующие организмы — водоросли и отдельно нефотосинтезирующие организмы — грибы, миксомицеты), а по филогенетическим связям между ними.

В первом томе учебника приведены общие сведения о морфологии, физиологии, образе жизни и практическом значении водорослей и грибов, а также описаны таксоны, относящиеся к синезеленым, эвгленовым водорослям, миксомицетам и настоящим грибам.

Материал первого и второго томов учебника распределен между авторами следующим образом: введение и общие сведения о грибах написаны Ю.Т.Дьяковым, все разделы о водорослях — Г.А.Беляковой, о таксонах грибов и миксомицетов — К.Л.Тарасовым.

Авторы выражают глубокую благодарность докторам биологических наук К.Л.Виноградовой и И.В.Каратыгину, профессору И.И.Сидоровой и доценту Н.Н.Колотиловой за внимательное прочтение рукописи и ценные замечания.

ВВЕДЕНИЕ

Место грибов и водорослей в системе органического мира

Традиционно, начиная с XIX в., курс ботаники разделяли на две части: высшие растения, имеющие *листостебельное строение* тела, и низшие растения, лишенные такового. Тело низших растений — *таллом*, или *слоевище*, — не имеет общего плана строения, может быть одноклеточным, колониальным или многоклеточным и иметь разную форму. Поэтому низшие растения называют еще *талломными*, или *слоевищными*. Высшие растения более крупные и яркие, чем низшие, и обитают в более доступных для исследователя местах, поэтому они были изучены раньше и более детально, чем низшие, и в традиционных курсах ботаники им уделяют несравнимо больше внимания.

В группе, объединяемой названием «низшие растения», долгое время не было представлений даже о примерном числе видов, филогенетических связях между таксонами, распространении в природе, весьма смутно определялась их роль в биогеоценозах и было очень ограничено их практическое использование. В связи с этим к низшим растениям относили грибы, лишайники, миксомицеты, водоросли, бактерии, а затем и вирусы, словом, все группы организмов, которые не вошли в число объектов, изучаемых зоологами. Постепенно круг низших растений сузился: бактериологию и вирусологию стали преподавать на специальных кафедрах, в отдельных от ботаники курсах. Однако и оставшиеся организмы чрезвычайно разнообразны. Фундаментальный критерий, позволяющий разделять организмы на большие группы (царства), — эколого-трофический. По этому признаку фототрофные (фотосинтезирующие) организмы следует называть растениями, зоотрофные (поглощающие другие организмы) — животными и осмотрофные (всасывающие питательные вещества всем телом) — грибами. С точки зрения миграции вещества и энергии в биоценозах данные группы являются соответственно продуцентами, консументами и редуцентами. Исходя из этого принципа деления значительная часть низших растений — грибы с осмотрофным и миксомицеты со смешанным (осмотрофным и зоотрофным) питанием — растениями не являются.

Другой критерий, применяемый для разделения биоты, — структурно-морфологический. По строению клеток организмы разделяют на две большие группы (надцарства, или империи): прокариоты и эукариоты. Первые в отличие от вторых не имеют ядерной оболочки, комбинации ДНК с ядерными белками в хромосомах, специального механизма деления — митоза, покрытых мембранами органелл — митохондрий и пластид, эндоплазматической сети, телец Гольджи, микротрубочек, настоящего полового процесса. К прокариотам относят археи и бактерии, в том числе актиномицеты и синезеленые водоросли (цианобактерии), к эукариотам — остальные организмы. Прокариоты обычно

одноклеточные, однако клетки могут объединяться в колонии, формировать простые или разветвленные нити (у цианобактерий) или даже спороносцы и споровместилища со спорами (у миксобактерий и актиномицетов). Эукариоты также могут быть одноклеточными и колониальными, но их морфологическое и анатомическое строение значительно более разнообразно. Наряду с однорядными простыми или разветвленными нитями могут формироваться объемные тела, образованные переплетением нитей (*ложная ткань*, или *плектенхима*), как у плодовых тел шляпочных грибов, или делением клеток в разных направлениях (*настоящая ткань*, или *паренхима*), как у некоторых бурых водорослей и высших растений.

Объединив эколого-трофический и цитоморфологический признаки, всю биоту можно изобразить в виде матрицы (рис. 1), вертикальные ряды которой подразделяют организмы по эколого-трофическому признаку, а горизонтальные — по цитоморфологическому. Пунктирными линиями выделены отдельные царства. Строго говоря, к растениям (фототрофным организмам) должен относиться весь первый столбик, однако авторы (И. П. Бабьева, Г. М. Зенова) внесли в царство растений только две верхние ячейки этого столбика, а нижнюю — цианобактерии — объединили с соседним столбиком — другими бактериями, имеющими иной тип питания. Это показывает эклектичность системы, построенной не по единому критерию, а по нескольким.

Разделение организмов, находящихся в верхней строчке (см. рис. 1), — высших растений и тканевых животных, не представляет труда. Никогда также не вызывает сомнения отнесение к грибам макромицетов, имеющих крупные плодовые тела. Организмы из среднего ряда, названные немецким биологом

	Тип питания			
Тип строения	фототрофный	осмотрофный	голозойный	Размерные группы
тканевые; эукариоты	Plante растения	—	Animalia животные	макро-
одноклеточные и многоклеточные; эукариоты	водоросли	Mycota грибы	простейшие	мезо- микро-
преимущественно одноклеточные; прокариоты	Procaryotae циано-бактерии	бактерии, актиномицеты	—	микро- ультра-микро-
	продуценты	редуценты	консументы	
	Экологические группы			

Рис. 1. Царства биоты (И. П. Бабьева, Г. М. Зенова, 1983)

Э. Геккелем *протистами*, могут иметь смешанное (миксотрофное) питание, вследствие чего отнесение их к той или иной ячейке матрицы проблематично. Например, эвгленовые имеют монадные клетки, не покрытые плотной оболочкой, и поэтому способны изменять свою форму — признак, присущий животным клеткам, но в клетках эвглены содержатся хлоропласты с зеленым пигментом хлорофиллом, что позволяет им, как растениям, синтезировать органические вещества, однако наряду с фотосинтезом, клетки могут питаться за счет всасывания органических веществ (как грибы) или заглатыванием мелких клеток (как животные). Другой пример — зеленая амёба *Chlorarachnion*, которая имеет фотосинтезирующую структуру хлоропласт и на основании строения клетки может быть отнесена к животным, а на основании типа питания — к растениям. Поэтому биологи договорились все окрашенные (имеющие фотосинтезирующие пигменты) одноклеточные и колониальные формы и их бесцветные производные относить к растениям, а исходно бесцветные — к животным. При этом, однако, не всегда ясно, какая форма была исходной.

Приведенные примеры показывают, что критерии, используемые для разделения высших форм растений, животных и грибов, не позволяют однозначно разделять низшие формы. Это связано с особенностями строения высших и низших организмов и направлениями их эволюции.

Филогенетические системы

Системы органического мира могут быть *естественными* и *искусственными*. Естественные системы существуют независимо от критериев, предложенных исследователями, и отражают эволюционные связи между организмами. Такие системы называют *филогенетическими*.

Искусственные системы создают для того, чтобы наикратчайшим путем описать и систематизировать биологическое разнообразие. Поскольку человек более 80 % информации получает с помощью зрения, кратчайший путь изучения биоразнообразия состоит в описании *морфологии* членов биоценоза и их группировке на основании *морфологического сходства*. Сравнительная морфология сыграла решающую роль в классификации высших эукариот, причем выдающиеся классификаторы, начиная с К. Линнея, среди комплекса признаков нашли такие, которые позволили создать стройные системы растений и животных, близкие к естественным (таксономически значимые признаки). В классификации растений таковой является морфология структур, связанных с размножением (спороносцев и спор, цветков и семян).

Однако системы многих групп низших растений, основанные только на морфологических признаках, оказались искусственными. Такие системы не отражают генетические связи между отдельными таксонами и выполняют лишь служебные функции описания биоразнообразия. Это вызвано тремя причинами.

1. ***Бедность морфологических признаков низших организмов по сравнению с высшими.*** Как писал Н. А. Гайдуков, «в одном цветке скрытосемянного растения нам известно больше признаков, чем во всем теле низшей водоросли». Тело большинства грибов представлено мицелием, имеющим вид разветвленных нитей, и изучение морфологии мицелия дает возможность сделать лишь заключения о том, что большинство грибов из класса Zygomycetes (но не все)

имеет мицелий без перегородок, а грибы из классов Ascomycetes и Basidiomycetes — с перегородками, причем у многих (но не у всех) видов последнего класса в каждой клетке над перегородкой имеется вырост — *пряжка*.

2. ***Параллелизм морфологической эволюции в разных, филогенетически отдаленных группах низших организмов.*** Например, одноклеточная неподвижная зеленая водоросль, способная только к бесполому размножению, получила название *Chlorella*. Филогенетический анализ показал, что водоросли типа *Chlorella* встречаются в разных классах зеленых водорослей — Chlorophyceae и Trebouxiophyceae. Одинаковые формы водорослей — коккоидные (одноклеточные и колониальные неподвижные), нитчатые и пластинчатые — встречаются в разных классах зеленых водорослей и даже в разных отделах (рис. 2). Из рисунка следует, что классификация по пигментам (вертикальные колонки) более естественная, чем по морфологии (горизонтальные строчки).

То же самое наблюдается и у грибов. Дрожжевые клетки, утратившие половой процесс и размножающиеся только почкованием, относят к роду *Candida*, однако филогенетически они могут принадлежать к разным классам грибов — сумчатым и базидиальным. В трех филогенетических различных классах Chytridiomycetes, Hiphochytriomycetes и Oomycetes — наблюдается параллелизм в строении талломов, вызванный паразитическим образом жизни. Так,

Форма таллома	Окраска таллома			
	зеленая	желто-зеленая	золотистая	красная
Монадная	1	2	3	
Коккоидная	4	5	6	7
Нитчатая	8	9	10	11
Пластинчатая	12	13	14	15

Рис. 2. Параллельные ряды морфологической организации в разных отделах водорослей: *1 — Chlamydomonas*; *2 — Chlorocardion*; *3 — Chromulina*; *4 — Chlorella*; *5 — Botrydiopsis*; *6 — Epychrysis*; *7 — Porphyridium*; *8 — Microspora*; *9 — Tribonema*; *10 — Nematochrysis*; *11 — Bangia*; *12 — Stigeoclonium*; *13 — Heteropedia*; *14 — Phaeodermatium*; *15 — Erythrocladia* (Ю.Т.Дьяков, 2000)

очень сходны монокарпические (распадающиеся на зооспоры) талломы у родов *Olpidium*, *Anisolpidium* и *Olpidiopsis*, относящихся соответственно к трем вышеназванным классам. Один и тот же морфологический тип бесполого размножения могут иметь виды грибов, относящиеся к разным порядкам и даже классам. А поскольку у многих видов есть тенденция к утрате полового процесса, их можно классифицировать только по морфологии бесполых структур. В результате этого в один род помещают виды из разных порядков сумчатых грибов. Даже классификация грибов по половым структурам не всегда позволяет создать естественные системы. Например, базидиомицеты с открытыми плодовыми телами относят к группе гименомицетов, а с замкнутыми — к гастеромицетам. Филогенетический анализ показал необходимость их объединения, вследствие чего в некоторые порядки входят как гимено-, так и гастеромицеты.

3. ***Разные типы эволюционных процессов у низших и высших форм.*** Эволюция высших эукариот имеет дивергентный характер, т.е. один таксон может стать предком нескольких дочерних таксонов, но каждый вид имеет только одного предка. Отсюда следует, что «любой реальный, а не сборный вид имеет корневое, *монофилетическое происхождение*» (Н.Н.Воронцов, 1999). Поэтому эволюция носит постепенный и длительный характер, и ее направление можно изобразить в виде эволюционных деревьев, в которых предковые и производные виды соединены линиями. В основе такой дивергентной эволюции лежит *кладогенез*, т.е. увеличение числа ветвей в группе (рис. 3), вызванное ароморфозами и идиоадаптациями. Например, вследствие кладогенеза предковый вид злаков дивергировал на современные роды пшеница (*Triticum*), рожь (*Secale*), ячмень (*Hordeum*) и др.

Значительно реже эволюция высших растений происходит не вследствие расхождения исходного таксона на два и более, а путем объединения геномов двух таксонов в один, как видно из рис. 3, где объединились виды *L* и *M*, образовав новый вид *N*, а скрещивание между видами *P* и *Q* привело к образованию вида *R*. Такой тип эволюции называют *симгенезом*. В качестве примера симгенеза можно привести эволюцию видов пшеницы. Исходные диплоидные виды родов *Triticum* и *Aegilops* имеют 14 хромосом (7 пар), причем хромосомы разных видов не конъюгируют друг с другом, поэтому в мейозе не образуются биваленты и гибриды не формируют семян (стерильны). Иногда в природе после слияния гамет разных видов происходит спонтанное удвоение хромосом, вследствие чего у каждой из 14 гаплоидных хромосом (по семь от каждого вида) появляется гомолог, и мейоз протекает нормально. Вместо диплоидов с $2n = 14$ возникают гибридные тетраплоиды ($2n = 28$). Таким образом, в результате гибридизации и спонтанного удвоения хромосом пшеницы однозернянки (*Triticum monococcum*), имеющей 7 хромосом типа *A*, с *Aegilops speltoides*, имеющей 7*B* хромосом, возникла тетраплоидная 28-хромосомная пшеница двузернянка, или полба (*T. dicoccum*), известная по сказке Пушкина о попе и его работнике балде (14*A* и 14*B* хромосом). Ее гибридизация с *A. squarrosa* ($2n = 14$, геномы *DD*) дала 21-хромосомный амфитриплоид (*ABD*), спонтанное удвоение хромосом которого привело к образованию гексаплоидной ($2n = 42$) мягкой пшеницы *T. aestivum*, выращиваемой во всем мире.

Как видно из приведенного примера, гибридизация у высших растений возможна только между очень близкими, недавно дивергировавшими вида-

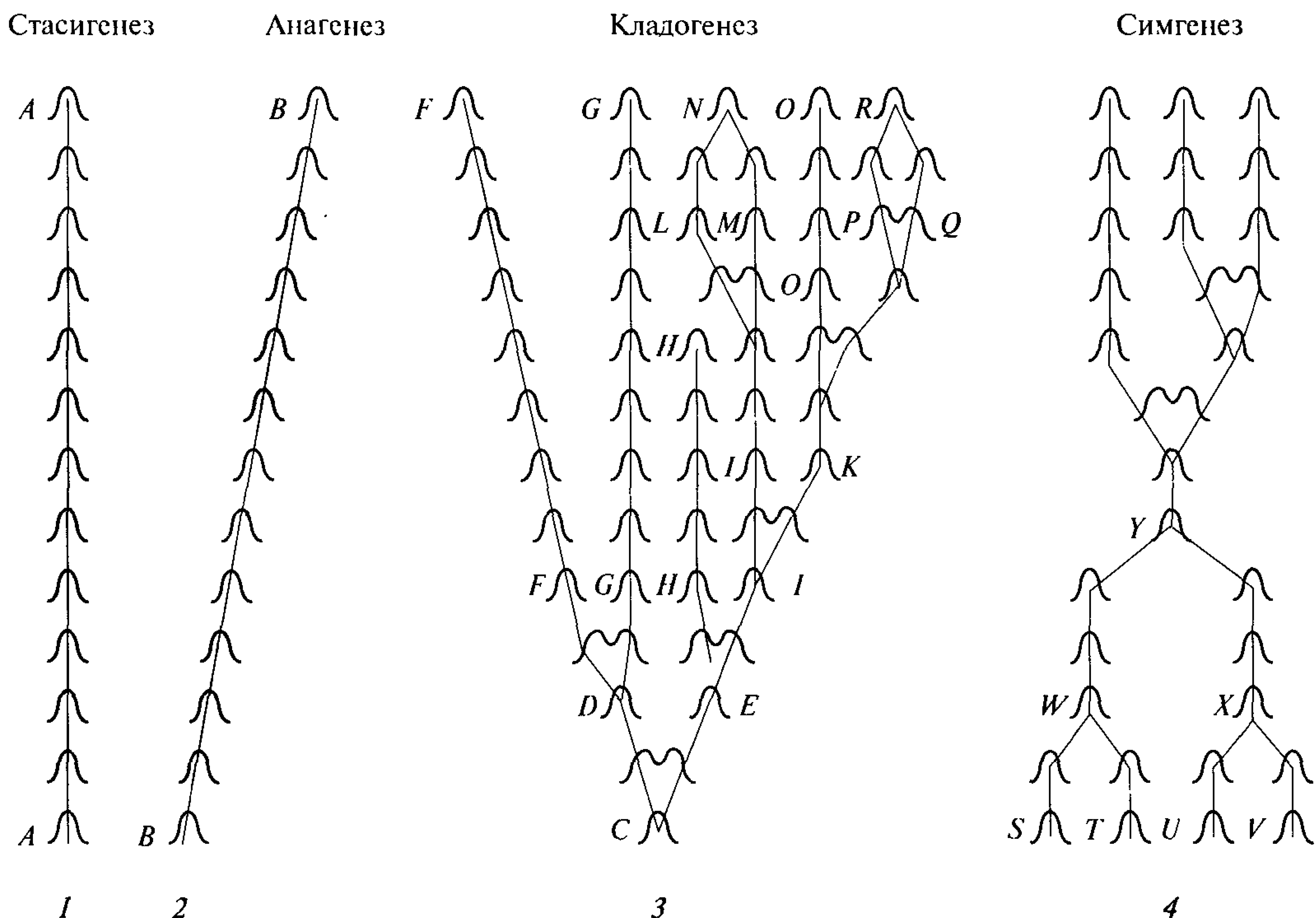


Рис. 3. Основные формы видообразования (Н. Н. Воронцов, 1999):

1 — стасигенез (стабильность вида, отсутствие видообразования: например, цианобактерии в докембрийских фоссилах существенно не отличаются от современных видов); *2* — анагенез (прогрессивное развитие группы, не связанное с ее разделением на боковые ветви); *3* — кладогенез (дивергенция исходного вида на два или больше производных вследствие расхождения популяций); *4* — симгенез (видообразование вследствие объединения геномов или их частей у двух или более таксономически отдаленных организмов). Латинскими буквами обозначены этапы процесса

ми, такими, как *L* и *M* на рис. 3, но не между такими видами, как *O* и *F*. Нельзя представить себе гибридизацию однодольной пшеницы с однодольным же тюльпаном, не говоря уже о двудольном картофеле или тем более голосеменной сосне.

Для низших эукариот симгенез, обусловленный объединением геномов филогенетически отдаленных видов, является основой их эволюции (см. рис. 3).

Одним из крупнейших достижений фундаментальной биологии в XX в. было доказательство симбиотического происхождения эукариотной клетки. В начале XX в. русские ботаники А. С. Фаминцин и К. С. Мережковский высказали предположение о том, что хлоропласты возникли вследствие поглощения водорослевой клетки предком эукариот. Во второй половине XX в. эта экстравагантная гипотеза получила серьезные подтверждения в работах биохимиков, показавших, что по своей структуре макромолекулы (ДНК, РНК, белки) самореплицирующихся внутриклеточных органелл (митохондрий и хлоропластов) гораздо более сходны с бактериальными, чем с макромолекулами того же организма, но синтезированными под контролем ядерных генов. На этом основании американская исследовательница Л. Маргелис сфор-

мулировала стройную *теорию эндосимбиотического происхождения эукариотной клетки.*

Предками *митохондрий*, возможно, были пурпурные фотосинтезирующие бактерии, которые потеряли способность к фотосинтезу и приобрели специфические функции аэробного дыхания. Согласно симбиотической гипотезе происхождения эукариотной клетки, безмитохондриальные эукариоты не существовали. Первичная эукариотная клетка возникла из метаболических сообществ прокариот (архей с протеобактериями и актинобактериями) и поглощения протеобактерий мутантной фаготрофной клеткой. У анаэробных эукариот митохондрии утрачены за ненадобностью. Так, в клетках хитридиевых грибов из семейства Neocallimasticaceae, живущих в пищеводе жвачных животных, вместо митохондрий имеются структуры, лишенные ДНК, — гидрогеносомы, в которых контролируемые ядерными генами ферменты осуществляют некоторые химические реакции, свойственные митохондриям.

Пластиды произошли от цианобактерий (синезеленых водорослей). Это доказывается, в частности, наличием в пластидах самовырезающегося интрона (некодирующего участка гена) лейциновой тРНК. Такой интрон есть у исследованных синезеленых водорослей, но очень редок у других бактерий.

Размеры ДНК митохондрий и пластид значительно меньше, чем в свободноживущих бактериях. Это обусловлено тем, что часть функций и контролирующих эти функции генов, необходимых для жизни в свободном состоянии, таких, как синтез сложной клеточной стенки, азотфиксация, формирование покоящихся структур, была утрачена. Некоторые гены и функции, контролируемые ими, были переданы ядру клетки хозяина. Например, у цианобактерий и пластид красных, золотистых и бурых водорослей имеется тандем из генов, кодирующих большую (L) и малую (S) субъединицы фермента рибулезобисфосфаткарбоксилазы (Рубиско), включающего CO_2 в органические соединения в процессе фотосинтеза (rbc LS оперон). У зеленых водорослей и высших растений этот оперон разделен на две части: rbc L сохранился в хлоропласте, а rbc S перешел в ядро. У грибов экспериментально установлен обмен генами между ядрами и митохондриями.

В ходе эволюции возникали многократные эндосимбиозы уже между эукариотными клетками, давшие начало многим независимым эволюционным ветвям (отделам, царствам) биоты. Например, фотосинтезирующие растительноподобные организмы (одноклеточные зеленые и красные водоросли) были поглощены эндоцитозным способом (в мембранных пузырьках) животными клетками и превратились там в пластиды, покрытые несколькими мембранами (мембрана хлоропласта и цитоплазматическая мембрана эндосимбионта, эндоцитозная мембрана клетки хозяина), между которыми у ряда видов сохранились даже редуцированные ядра — *нуклеоморфы.*

Следовательно, симгенез у низших эукариот происходит не в боковых ветвях, как у высших, а в основании стволов эволюционных деревьев; он объединяет геномы не близкородственных, слабо дивергировавших видов, а представителей разных отделов и царств и дает начало не новым видам, а новым эволюционным линиям.

Поэтому филогенетические построения низших эукариот, основанные на морфологических и эколого-трофических критериях, оказались обреченными на неудачу. Нужны новые критерии, к рассмотрению которых мы переходим.

Ультраструктура и метаболизм

Ультраструктура

Использование растровой, или сканирующей (рассматривание поверхностей объектов), и просвечивающей (рассматривание внутреннего строения объектов на срезах) электронной микроскопии позволило выявить детали на поверхности и внутри клеток, которые были недоступны при световой микроскопии. Некоторые подобные детали имеют высокий таксономический вес и внесли важный вклад в филогенетические построения.

Жгутики. Строение жгутиков, структура жгутиковых корней, с помощью которых жгутики заякорены в клетке, оказались чрезвычайно консервативными признаками, позволившими уточнить филогенетические связи между многими таксонами водорослей и низших грибов.

Митоз. Многие низшие эукариоты в отличие от высших имеют «закрытый митоз», при котором ядерная оболочка сохраняется во время прохождения всех стадий митоза и только после расхождения двух наборов хромосом к полюсам ядра происходит расщепление ядерной мембраны и замыкание ее с образованием двух дочерних ядер. Такой митоз характерен для многих окрашенных жгутиконосцев, красных и некоторых зеленых водорослей, а также большинства грибов. У бурых и некоторых зеленых водорослей митоз открытый, как у высших эукариот (ядерная оболочка во время митоза исчезает).

Цитокинез. У большинства низших эукариот деление клеток происходит путем впячивания клеточной оболочки внутрь и замыкания растущих навстречу концов. У некоторых водорослей такому впячиванию предшествует образование пучка микротрубочек между разделившимися ядрами, вдоль которого и происходит построение перегородки (фикопласта). И только у небольшого числа зеленых водорослей, как и у всех высших растений, поперечная перегородка (фрагмопласт) строится не вдоль, а поперек микротрубочек (нитей веретена). Можно видеть, что эти данные сыграли большую роль в определении предков высших растений.

Септальный аппарат. У сумчатых и базидиальных грибов и у красных водорослей из класса Florideophyceae в перегородке, разделяющей клетки, находится отверстие — септа. Строение окружающей септу структуры (септальной шапочки) является важным признаком при описании порядков красных водорослей. У многих базидиомицетов септа имеет сложное строение (долипоровая септа). Изучение ее ультаструктуры позволило выделить в классе базидиомицетов отдельный подкласс — устомицеты, естественность которого была подтверждена и другими методами.

Митохондрии. В разных группах грибов и водорослей митохондрии различаются формой крист, которые могут быть плоскими лентовидными или трубчатыми. Этот очень древний признак использовался для разделения отдельных, независимо эволюционирующих групп.

Пластиды. У всех высших растений форма и окраска пластид почти инвариантны. У водорослей, наоборот, наблюдается широкая вариация формы, окраски и, главное, ультраструктуры пластид. Многие эволюционные линии водорослей были построены на основании числа оболочек хлоропластов (пока-

затель многократных эндосимбиозов), длины и расположения фотосинтезирующих тилакоидов.

Вакуоли. В клетках грибов и водорослей имеется много органелл, покрытых одиночными мембранами, они участвуют в запасании белков, углеводов, фосфатов, в регуляции тургорного давления в клетке, являются хранилищами гидролитических ферментов. Разнообразие химического состава и ультраструктуры вакуолей позволили использовать их в качестве важного признака при установлении родственных связей между организмами. Так, в зооспорах оомицетов обнаружены вакуолярные структуры — К-тельца, которые отсутствуют у других грибов и грибоподобных организмов. Было обнаружено 7 ультраструктурных вариантов К-телец, каждый из которых присущ определенным таксонам оомицетов.

Химический состав и метаболизм

Структурные углеводы. Клеточная стенка грибов и водорослей построена из полисахарадов, строение которых имеет высокий таксономический вес. В качестве вещества, цементирующего клеточную оболочку, большинство водорослей, высших растений и грибов-оомицетов используют целлюлозу — линейные молекулы полимера глюкозы β-глюкана, соединенные друг с другом водородными связями в пучки, а истинные грибы — хитин, представляющий собой линейные полимеры аминосахара хитобиозы (рис. 4). Молекулы хитина содержат остатки уксусной кислоты (ацетильные группы), причем степень ацетилирования молекул различна в разных группах грибов.

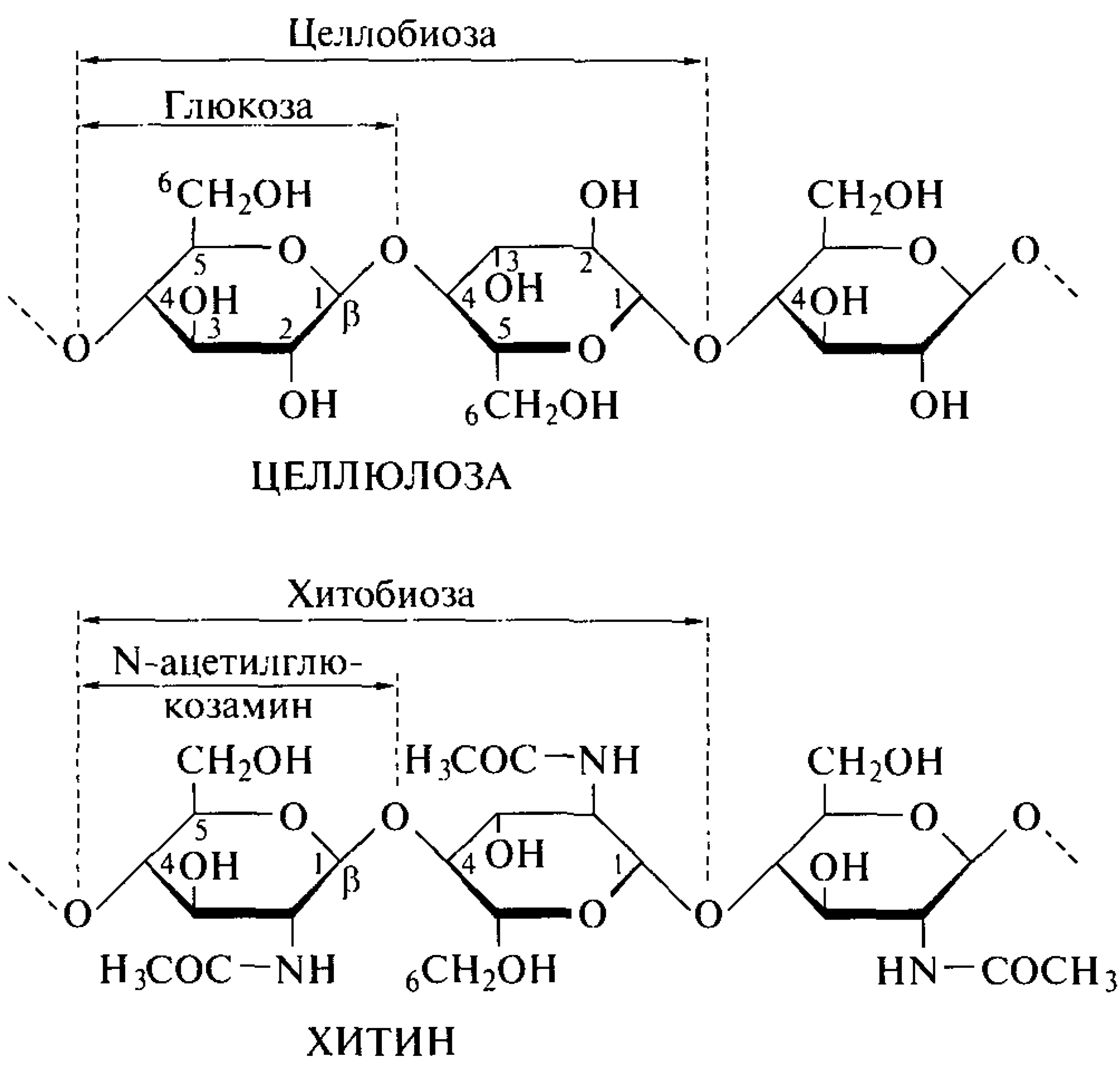


Рис. 4. Молекулы целлюлозы и хитина — основных структурных элементов клеточной стенки «низших растений»

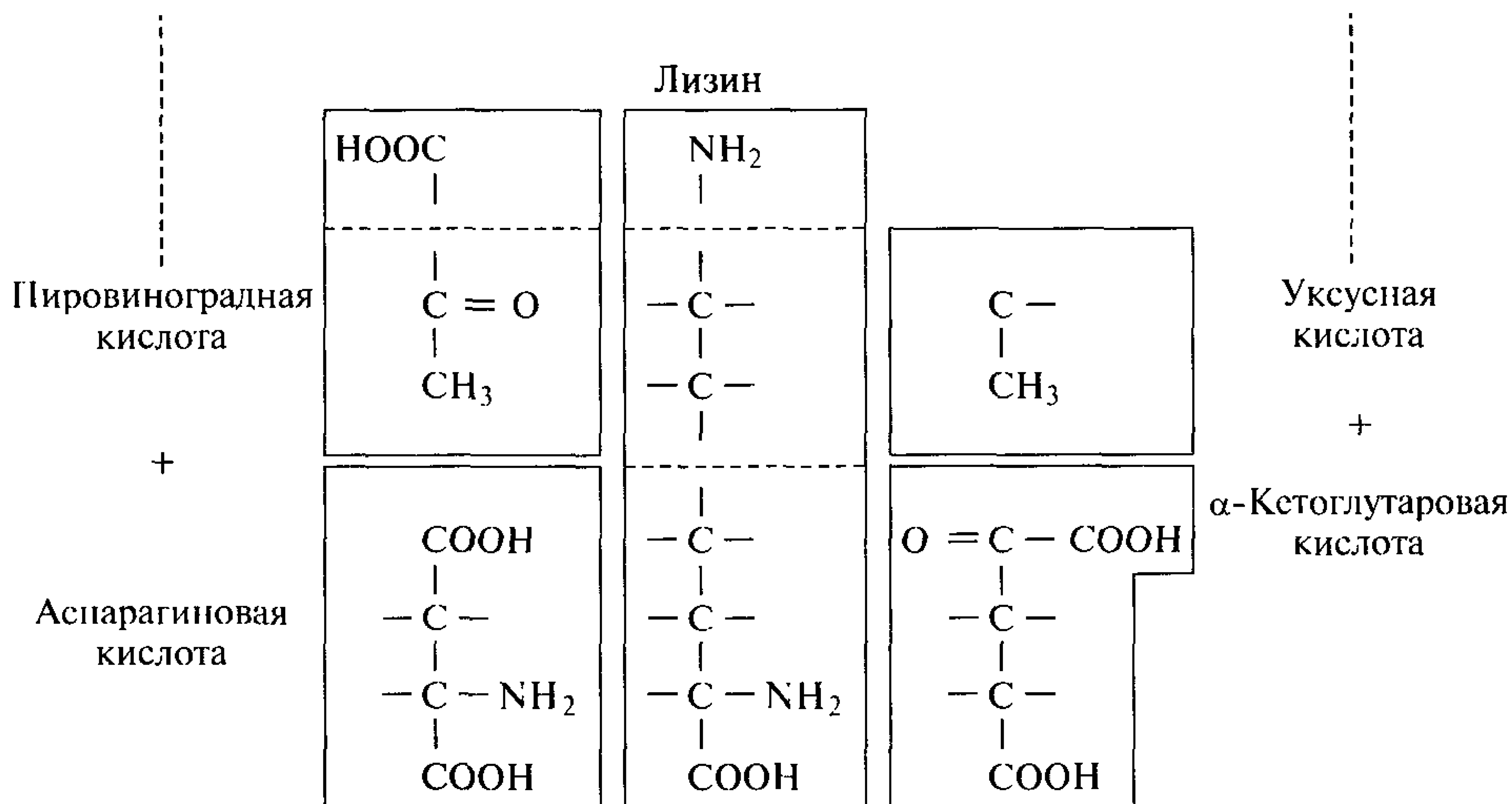


Рис. 5. Два пути синтеза лизина — объединением молекул пировиноградной и аспарагиновой кислот, как у водорослей и оомицетов, и кетоглутаровой и уксусной кислот, как у грибов

Запасные углеводы. Многие запасные углеводы представляют собой также полимеры глюкозы, причем в крахмале зеленых водорослей и высших растений, багрянковом крахмале красных, миксофитном крахмале синезеленых и гликогене грибов молекулы глюкозы соединены α-связями, а в ламинарине бурых диатомовых, желтозеленых водорослей и грибов-оомицетов, хризоламинарине золотистых и парамилоне эвгленовых — β-связями.

Пигменты. Состав фотосинтезирующих пигментов имеет значение при выделении высоких таксонов водорослей (отделов, царств).

Биосинтез аминокислот. Синтез аминокислот чрезвычайно консервативен и проходит через одни и те же этапы у всех организмов — от бактерий до позвоночных животных. Однако в синтезе некоторых аминокислот у разных организмов есть небольшие вариации, которые отражают таксономические связи. Например, старт синтеза лизина у истинных грибов и эвгленовых водорослей начинается путем объединения ацетата и α-кетаглютарата в α-аминоадипиновую кислоту, которая через сахаропин превращается в лизин (рис. 5). У грибов-оомицетов, большинства водорослей и высших растений при синтезе лизина происходит объединение аспартата и пирувата в предшественник лизина диаминопимелиновую кислоту. Было обнаружено также, что седиментационные характеристики (скорость осаждения при ультрацентрифугировании) ферментов, участвующих в биосинтезе другой аминокислоты — триптофана, распадаются на четыре группы, распределение которых у разных классов грибов позволяет отделить оомицеты от других классов.

Катаболизм глюкозы. У фотосинтезирующих организмов при избытке кислорода фермент Рубиско может функционировать как оксигеназа и вместо включения образующейся глюкозы в синтез органических соединений окислять ее в фотодыхании с образованием сначала гликолевой, а затем щавелевой кислоты. У некоторых зеленых водорослей окисление гликолевой кислоты происходит в результате отнятия от нее водорода ферментом дегидрогеназой,

а у других и у высших растений этот процесс осуществляется вследствие добавления кислорода оксидазой. Эти различия послужили дополнительным свидетельством для выделения предшественников высших растений.

Геносистематика

Геносистематика в последние десятилетия получила огромную популярность у биологов, она позволяет классифицировать не фенотипы, а непосредственно генотипы. В основе геносистематики лежит сравнение ДНК изучаемых организмов. Это сравнение проводят разными методами, которые условно можно разделить на две группы.

Первая группа методов заключается в разрезании выделенного препарата ДНК ферментами рестриктазами, которые осуществляют разрывы нити ДНК на фрагменты по определенным парам оснований. Смеси фрагментов ДНК (перевар) сравниваемых организмов наносят на пластины из пористого гелеобразного вещества (обычно агарозы), которые помещают в электрическое поле с высоким напряжением на полюсах (метод электрофореза). Скорость диффузии по агарозному гелю зависит от молекулярной массы фрагмента и его заряда, поэтому через некоторое время отдельные фрагменты будут расположены на разных расстояниях от старта. Сравнение спектра фрагментов разных организмов позволяет оценить степень их генетической близости.

Поскольку нанесение на гель перевара тотальной ДНК дает слишком много полос, часто сливающихся и недоступных для анализа, обычно сравнивают фрагменты не всей ДНК, а ее определенного отрезка. Например, можно специальным методом (полимеразно-цепной реакцией) получить много копий небольшого отрезка ДНК (праймера) и нанести их на гель. Вследствие различий внутри или по краям гомолога праймерной последовательности у разных организмов на геле образуются разные спектры, называемые фингерпринтами (отпечатками пальцев). Чем больше сходство между спектрами, тем ближе сравниваемые организмы.

Различные методы сравнения фрагментов ДНК — прекрасные инструменты для идентификации конкретных индивидуумов (например, в криминалистике опознание трупов) и видов (например, в экологии и фитопатологии обнаружение интересующих видов микроорганизмов в почве и в растениях), а также для сравнения групп родственных организмов — популяций, реже — видов одного рода.

При филогенетических построениях сравнивают неродственные виды, например кукурузу, мышь и дрожжи. Затем проводят сравнение на более низком уровне иерархии, например кукуруза — табак, и далее опускаются до родов и видов. Самый надежный метод филогенетических построений — сравнение нуклеотидных последовательностей ДНК организмов. Но этот процесс очень дорогой и трудоемкий (вспомните, сколько лет продолжалась международная программа «Геном человека»), поэтому определяют последовательности (секвенируют) не всей ДНК, а лишь определенных генов, по которым ведется сравнение организмов. Отсюда ясно, что успех работы определяется выбором генов для анализа. Обычно секвенируют следующие гены или их группы.

Гены рибосомальной ДНК. Поскольку рибосомный синтез белка присущ всему живому, как про-, так и эукариотам, по этим генам можно сравнивать любые организмы. Рибосомальные гены, следовательно, очень древние и очень консервативные, они ответственны за фундаментальные функции клетки и поэтому мало изменяются. С их помощью можно исследовать эволюционные дивергенции, случившиеся более 500 млн лет назад, т.е. строить макрофилогении. Поскольку рибосома состоит из большой и малой субъединиц (LSU и SSU — large subunit и small subunit), имеется два рибосомных гена — LSUрибДНК и SSUрибДНК с молекулярной массой (константами седиментации) 28S и 18S. SSU более консервативна, чем LSU, поэтому более полезна для построения филогенетических деревьев. Между генами SSU и LSU, а также сбоку от последнего находятся более короткие участки, кодирующие рибосомальный синтез — 5,8S и 5S рибДНК. Кроме того, между кодирующими рибосому участками находятся внутригенные и межгенные транскрибируемые спейсерные области — ITS и IGS (рис. 6). Они транскрибируются, но затем вырезаются, так что записанная в них информация не участвует в построении рибосом. Поэтому данные области не столь важны, и возникающие в них мутации могут передаваться потомству и накапливаться. Сравнение нуклеотидных последовательностей ITS используют для изучения дивергенций, возникших относительно недавно — порядка 5 млн лет назад, т.е. дивергенций внутри семейств, родов и даже видов.

Гены, кодирующие белки. Эти гены используют также для филогенетических построений. Например, в клетках всех эукариотных организмов имеются микротрубочки, которые растягивают дочерние наборы хромосом к полюсам в митозе и обеспечивают транспорт метаболитов в клетке. Гены, кодирующие синтез белков тубулинов, из которых построены микротрубочки, используют для построения микрофилогений (на уровне семейств и родов).

Данные попарного сравнения исследуемых генов используют для построения филогенстических деревьев. Многочисленные компьютерные программы конструируют деревья с разной топологией (корневые, некорневые) и имеют разные математические принципы нахождения узлов, от которых отходят ветви.

Вот как выглядит, например, филогения биоты, построенная на сравнении рибосомальных генов (рис. 7). Какие принципиальные моменты наблюдаются на этой филогении? Во-первых, вместо двух надцарств (про- и эукариотов) показано наличие трех филогенетически независимых групп — двух прокариотных (археи и эубактерии) и одной эукариотной. Во-вторых, ядерная и

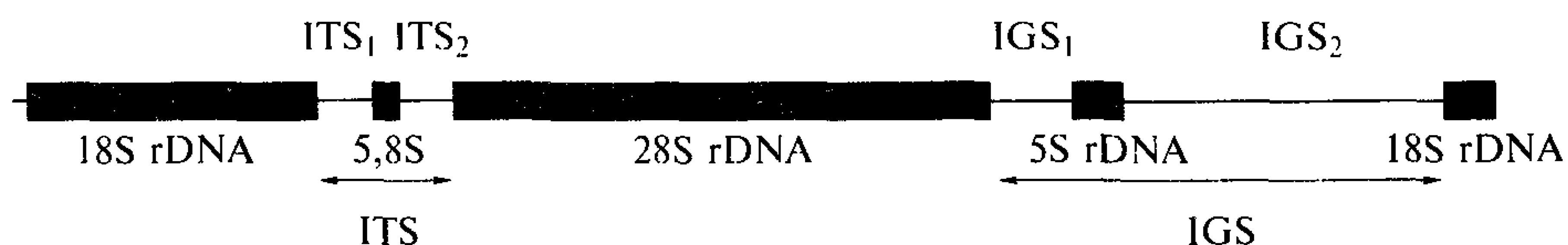


Рис. 6. Структура рибосомального гена:

28S; 18S; 5,8S; 5S — кодируемые участки рибосомальной ДНК (rDNA). ITS_1, ITS_2 (внутригенные); IGS_1, IGS_2 — межгенные спейсеры (разделительные участки, которые вырезаются после транскрипции)

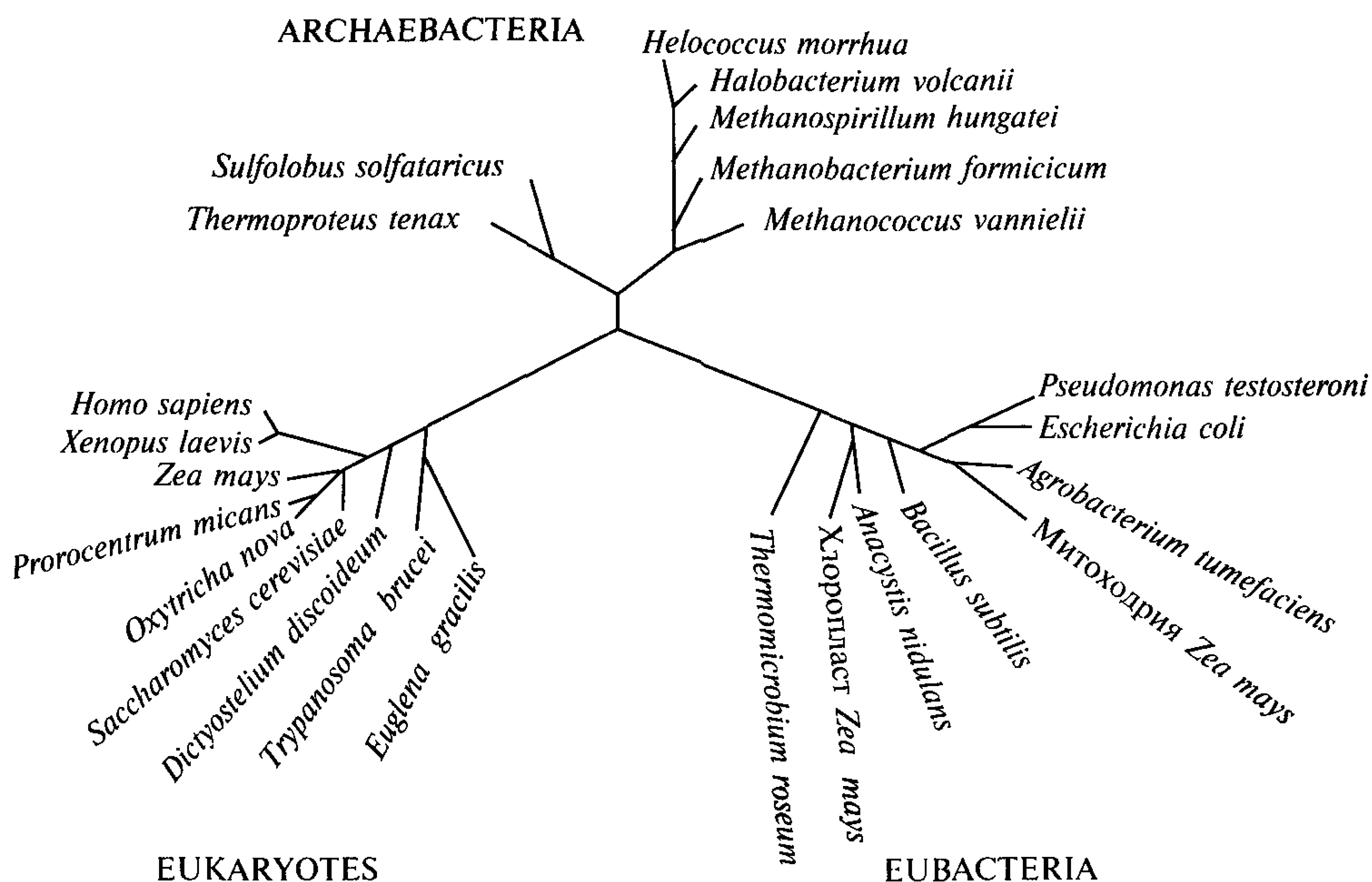


Рис. 7. Филогенетическое дерево биоты, построенное на основании сравнения рибосомальных генов

пластидные ДНК кукурузы (*Zea mays*) разошлись по разным филам: ядерная находится среди эукариот, а пластидные — среди прокариотных эубактерий, что подтверждает их симбиотическую природу. При этом ДНК хлоропластов и митохондрий располагаются на отдаленных ветвях филогенетического дерева эубактерий, что свидетельствует об их происхождении от разных групп бактерий. В-третьих, организмы, рассматриваемые как «низшие растения» — грибы (*Saccharomyces cerevisiae*), миксомицеты (*Dictyostellium discoideum*), водоросли (*Euglena gracilis*), находятся на разных, отдаленных друг от друга ветвях филогенетического дерева, поэтому ни о каком единстве этой группы организмов говорить не приходится.

Геносистематика подтвердила правильность ревизии некоторых морфологических построений, сделанных на основании изучения ультраструктуры и метаболизма (см. выше), а подтверждение результатов, полученных другими методами, — важнейшее доказательство правильности нового метода филогенетических построений.

Наконец, методы геносистематики и построения деревьев часто позволяют оценить возраст тех или иных таксонов. При этом учитываются средняя скорость мутаций, приводящих к заменам отдельных нуклеотидов, и место ответвления таксона от основного ствола. Например, на рис. 8 изображено эволюционное дерево истинных грибов (эумицетов) в координатах геологического времени. Видно, что наиболее древней группой, отделившейся еще в кембрийский период, были хитридиомицеты. Следующий этап дивергенции произошел почти на 100 млн лет позднее — в ордовике, когда возникли зигомицеты, представленные на рисунке родом *Glomus*. Разделение сумчатых и базидиальные грибов произошло значительно позднее — в девоне. Поэтому мно-

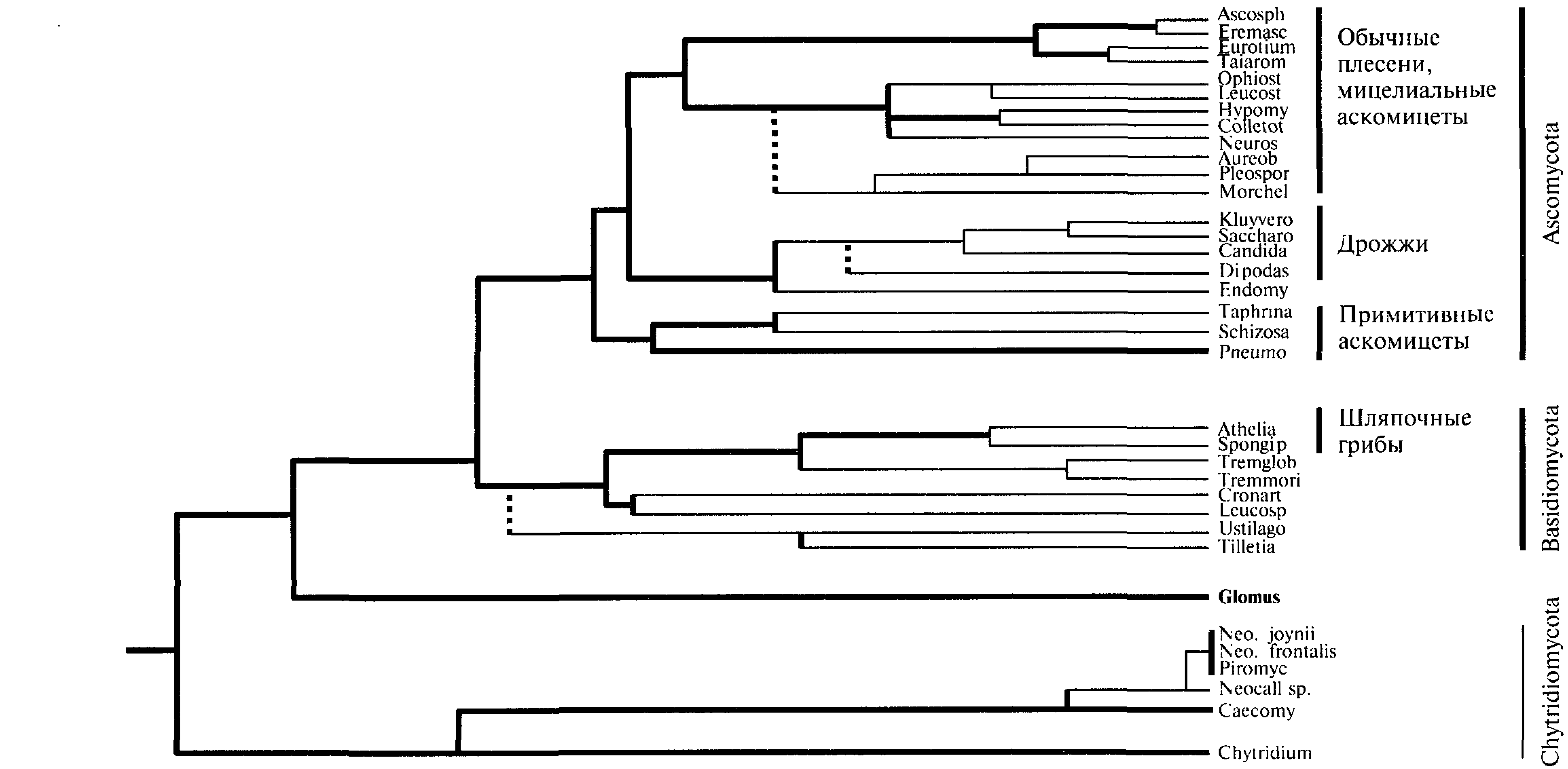


Рис. 8. Филогенетическое дерево грибов (J. W. Taylor, 1995)

гие микологи предлагают выделять внутри царства истинных грибов три отдела — Chytridiomycota, Zygomycota и Dikaryomycota (с двумя подотделами — Ascomycotinae и Basidiomycotinae).

Другой пример — происхождение оомицетов. Морфологические и биохимические данные, как сказано выше, однозначно связывают их не с истинными грибами, а с разножгутиковыми (гетероконтными) водорослями, поэтому предполагалось, что оомицеты — ветвь одной группы разножгутиковых водорослей, утратившей хлоропласты. Однако построение молекулярных деревьев показало, что группа оомицетов отделилась от предкового ствола еще до начала его дивергенции на современные классы гетероконтных водорослей.

Конечно, современные методы геносистематики имеют свои недостатки. Опасно строить филогении на основании сравнения одного гена. Молекулярные последовательности, как и другие признаки, могут быть подвержены конвергентной или параллельной эволюции. При сравнении только рибосомальных генов из поля зрения исследователя выпадают гены и признаки, влияющие на морфологию и метаболизм. Поэтому филогенетические построения, основанные на рибосомальных генах, сравнивают с построениями, основанными на других генах (например, на генах синтеза белков) и фенотипах, а затем, сравнивая результаты, полученные разными методами, осуществляют поиск *конгруэнтности* (согласованности). Отсутствие ее свидетельствует о необходимости привлечения дополнительных данных.

Итак, рассмотрены современные критерии, используемые при установлении родственных связей и филогенетических построений. Более детально и конкретно многие критерии будут изложены в разделах, посвященных отдельным группам грибов и водорослей. Здесь же о них говорилось лишь с одной целью: показать филогенетическое разнообразие организмов, традиционно рассматриваемых как «низшие растения», но выходящих далеко за рамки группы организмов, которые описываются на основании комплекса признаков как растения. Объединение этих организмов в одном учебном курсе — дань двухвековой университетской традиции.

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

ФОТОСИНТЕЗИРУЮЩИЕ ОРГАНИЗМЫ

Водоросли традиционно объединяют разнородную группу талломных, продуцирующих кислород, фотосинтезирующих, споровых бессосудистых организмов с лишенными специальных покровов репродуктивными структурами (исключая харовых), обитающих преимущественно в воде. Под такое определение подходят как прокариотные, так и эукариотные формы.

СТРОЕНИЕ КЛЕТКИ

У прокариотных водорослей отсутствуют окруженные мембранами органеллы, такие, как ядро, хлоропласты, митохондрии, эндоплазматическая сеть (эндоплазматический ретикулум), аппарат Гольджи и др. (подробнее о строении клеток прокариотных водорослей см. Цианобактерии). Клеткам эукариотных водорослей свойственны те же основные системы (покровы, цитоплазма с органеллами и ядро), которые встречаются в клетках грибов, животных и растений.

Клеточные покровы

Клеточные покровы обеспечивают устойчивость внутреннего содержимого клеток к внешним воздействиям и придают клеткам определенную форму. Покровы проницаемы для воды и растворенных в ней низкомолекулярных веществ и легко пропускают солнечный свет. Клеточные покровы водорослей отличаются значительным разнообразием как по строению, так и по химическому составу. В их состав входят полисахариды, белки, гликопротеиды, минеральные соли, пигменты, липиды, вода. В отличие от высших растений в оболочках водорослей отсутствует лигнин.

В основе поверхностных структур лежит *плазмалемма*. У многих жгутиковых и амебоидных представителей клетки снаружи покрыты лишь плазмалеммой, которая не способна обеспечить постоянную форму тела. Такие клетки могут образовывать *псевдоподии*. По морфологии выделяют несколько типов псевдоподий (рис. 9). Чаще всего у водорослей встречаются *ризоподии* (например, у *Chrysamoeba*, *Rhizochrysis*), представляющие собой нитевидные длинные, тонкие, разветвленные, иногда анастомозирующие цитоплазматические выросты (рис. 9, *А*). Внутри ризоподии находятся микрофиламенты. *Лобоподии* — ши-

рокие закругленные выпячивания цитоплазмы (рис. 9, *Б*). Они встречаются у водорослей как с амебоидным типом дифференциации таллома (например, *Brehmiella*), так и с монадным (например, *Ochromonas*). Реже у водорослей наблюдаются филоподии (например, *Erythropsis*) и аксоподии (например, *Pedinella*, *Pseudopedinella*). *Филоподии* — тонкие подвижные образования, напоминающие щупальца (см. рис. 212, кн. 2), способные быстро втягиваться в клетку. У них внутри проходит ось из микрофиламентов. *Аксоподии* — постоянные щупальцевидные образования с внутренним каркасом из микротрубочек (рис. 9, *В*).

У ряда «голых» монадных клеток форма тела более постоянна, что может быть связано с наличием внутриклеточного цитоскелета из микротрубочек и микрофиламентов (например, *Asteromonas*, *Polytomella*). Своеобразный кремнеземный внутриклеточный скелет, состоящий из полых трубочек, образуется у голых клеток диктиохофициевых (см. рис. 255, *Б*, кн. 2).

У многих флагеллат тело покрыто чешуйками, расположенными на поверхности клетки. Чешуйки могут быть одиночными или смыкаться в сплошной покров — *теку* (например, *Synura*, *Tetraselmis*). Они могут быть органическими или неорганическими. Органические чешуйки встречаются на поверхности зеленых (рис. 10, *А*), золотистых, примнезиофитовых и криптофитовых водорослей. В состав неорганических чешуек может входить или карбонат кальция, или кремнезем. Чешуйки из карбоната кальция (рис. 10, *В*) — *кокколиты* — встречаются преимущественно у морских кокколитофорид (отдел примнезио-

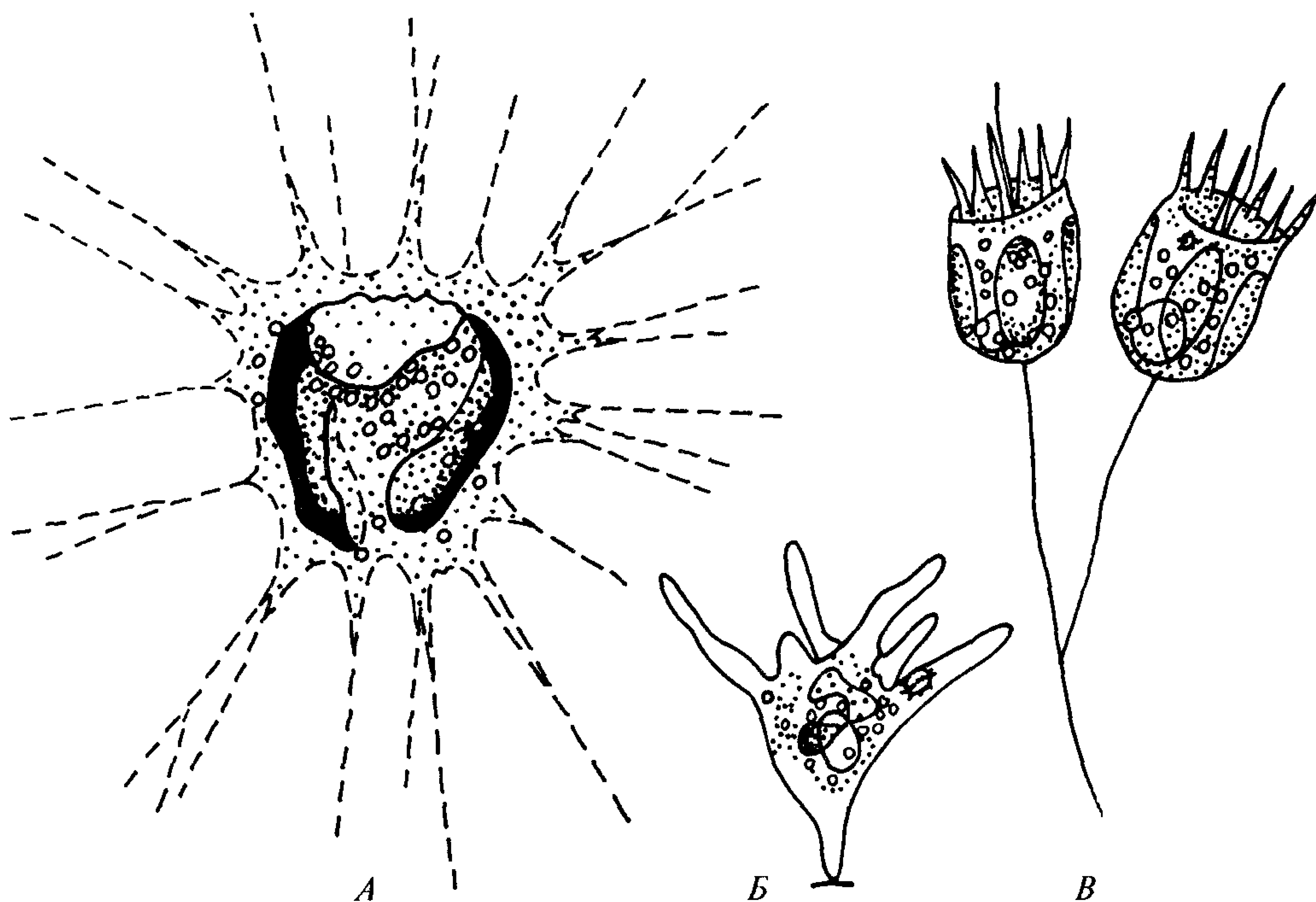


Рис. 9. Псевдоподии водорослей (А.А. Масюк, 1993):

А — *Rhizochrysis nobilis* с ризоподиями; *Б* — *Brehmiella chrysohydra*: клетка, прикрепившаяся к субстрату с помощью базальной лобоподии; *В* — *Pedinella hexacostata* с аксоподиями

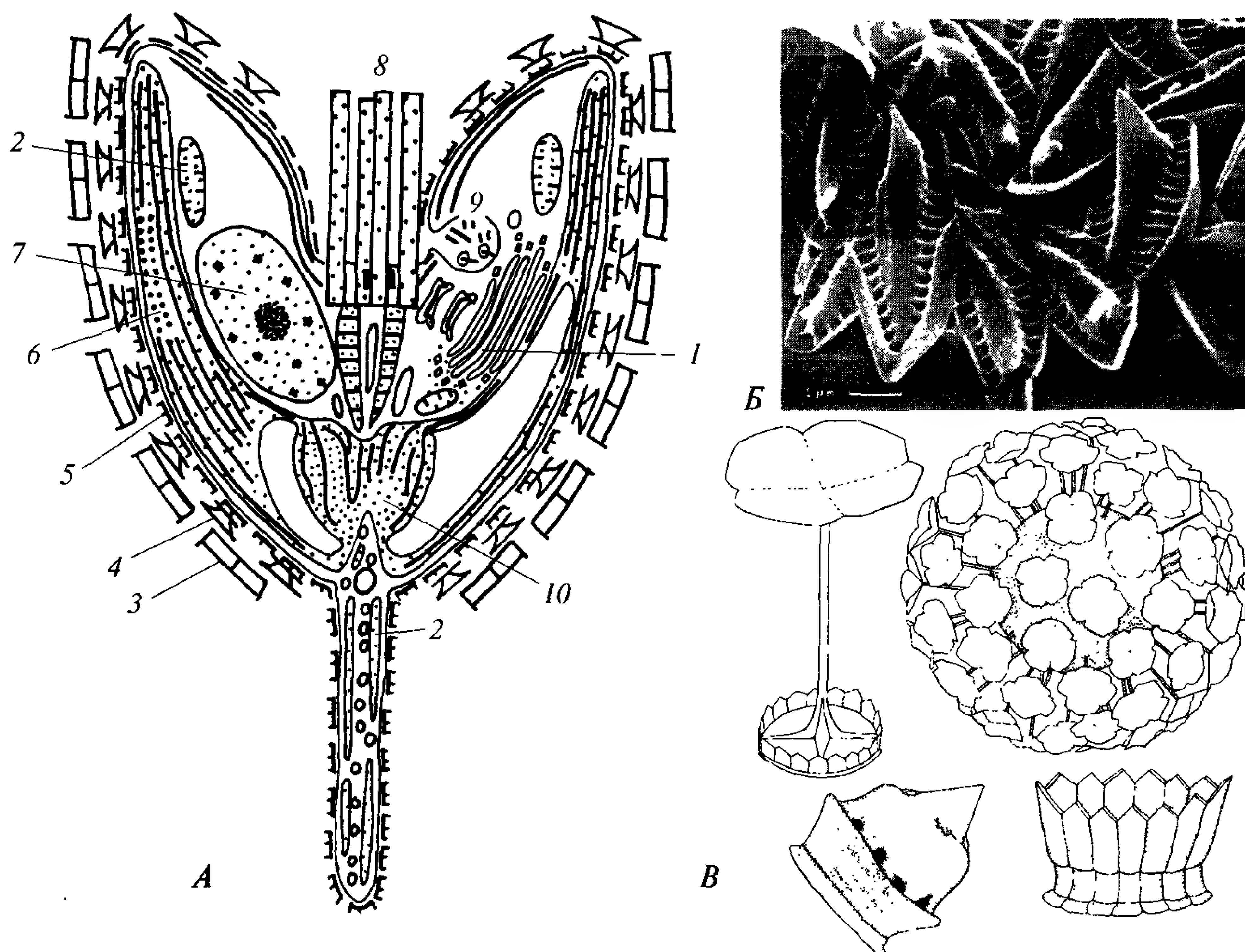


Рис. 10. Чешуйки водорослей:

А — схема расположения органических чешуек на поверхности клеток *Pyramimonas longicauda* (I. Inouye et al., 1984); *Б* — неорганические кремнеземные чешуйки на поверхности клетки *Synura petersenii*; *В* — неорганические чешуйки из карбоната кальция у примнезиофитов (Н. П. Горбунова, 1988); *1* — аппарат Гольджи; *2* — митохондрия; *3* — наружный слой чешуек; *4* — средний слой чешуек; *5* — внутренний слой чешуек; *6* — хлоропласт; *7* — ядро; *8* — жгутики; *9* — резервуар, в котором накапливаются зрелые чешуйки; *10* — пиреноид

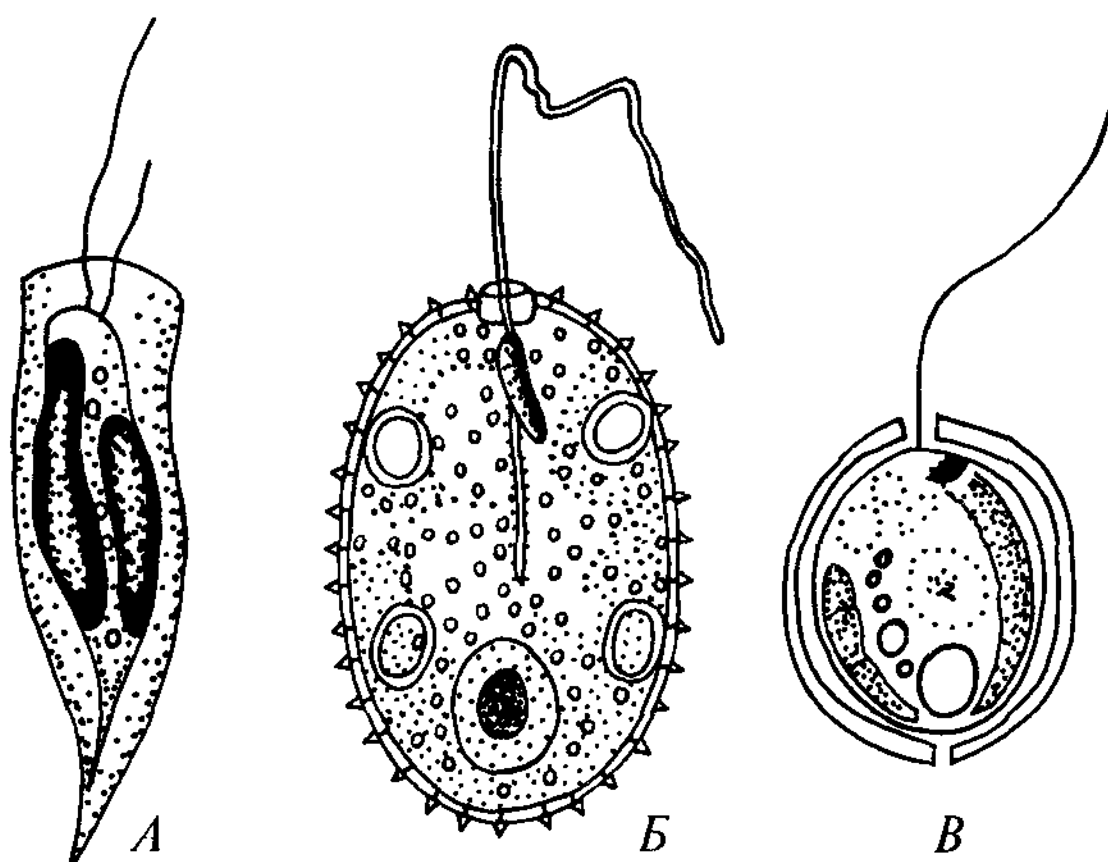


Рис. 11. Домики некоторых монадных представителей (по разным авторам):

А — *Dinobryon*; *Б* — *Trachelomonas*; *В* — *Chrysococcus*

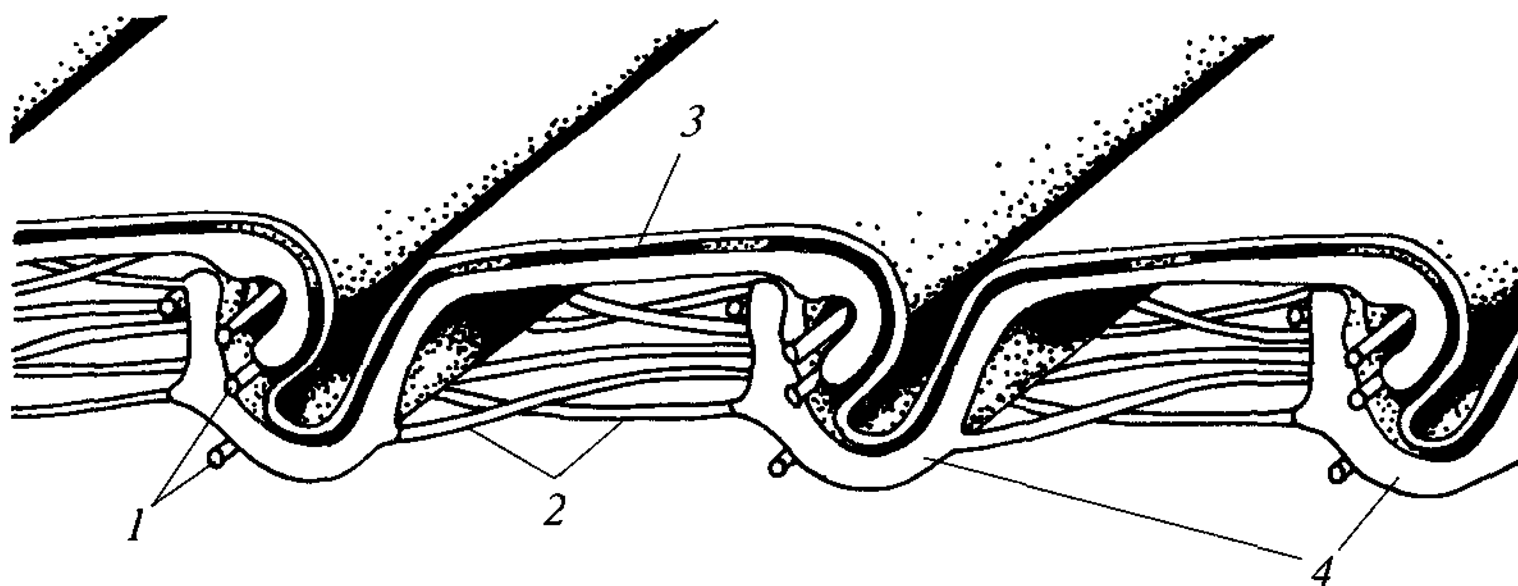


Рис. 12. Схема строения пелликулы эвгленовых (по T. Suzaki, R. E. Williamson, 1986):
1 — микротрубочки, *2* — микрофиламенты, связывающие белковые полосы с ЭПР; *3* — плазмалемма; *4* — белковые полосы

фитовые водоросли). Кремнеземные чешуйки встречаются у золотистых и синуровых водорослей, но только у синуровых они соединены в панцирь (рис. 10, *Б*). Органические и известковые чешуйки формируются и транспортируются к поверхности клетки в особых пузырьках — производных аппарата Гольджи, в то время как кремниевые чешуйки обычно формируются в пузырьках, связанных с каналами эндоплазматической сети.

Нередко клетки жгутиковых и амебоидных водорослей располагаются в домиках, которые имеют в основном органическое происхождение. Их стенки могут быть тонкими и прозрачными (например, *Dinobryon*) (рис. 11, *А*) или более прочными и окрашенными за счет отложения в них солей железа и марганца (например, *Trachelomonas*) (рис. 11, *Б*). В домиках имеется обычно одно отверстие для выхода жгутиков (например, *Strombomonas*, *Trachelomonas*), иногда отверстий может быть больше (например, *Chrysococcus*) (рис. 11, *В*). Форма и структура поверхности домиков разнообразны и используются в качестве систематических признаков. Монады могут располагаться в домиках свободно или прикрепляться к его стенке. При размножении домик не разрушается, чаще всего одна из образовавшихся дочерних особей покидает его и строит новый домик.

Клеточный покров эвгленовых водорослей — *пелликула* (по классификации, принятой у зоологов, оболочка эвгленовых называется кутикулой, а под пелликулой понимают оболочку у альвеолат). Она представляет собой совокупность цитоплазматической мембраны и расположенных под ней белковых полос, микротрубочек и трубчатых цистерн эндоплазматической сети (рис. 12). В зависимости от толщины и эластичности пелликулы форма тела может быть постоянной (например, *Phacus*, *Lepocinclus*, *Rhabdomonas*) или ей свойственна различная степень метаболии (например, *Astasia*, *Euglena*, *Peranema*).

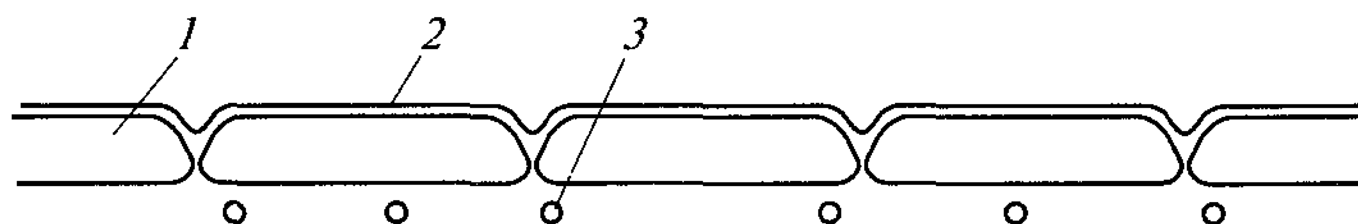


Рис. 13. Схема строения амфиесмы динофитовых (J. D. Dodge, 1973):
1 — альвеола, *2* — плазмалемма, *3* — микротрубочка

У динофитовых клеточные покровы представлены амфиесмой (по классификации зоологов — пелликула). *Амфиесма* состоит из плазмалеммы и расположенной под ней совокупности уплощенных везикул — *альвеол* (рис. 13). Под везикулами лежит слой микротрубочек. Везикулы могут располагаться на расстоянии друг от друга или плотно примыкать друг к другу. Их число на клетку варьирует у разных видов от двух до нескольких сотен. В везикулах ряда динофитовых могут содержаться целлюлозные пластинки, и такая амфиесма называется *текой*, или *панцирем* (например, *Ceratium*, *Peridinium*).

Особый тип клеточного покрова — *перипласт* — характерен для криптофитовых. Он представляет собой совокупность плазмалеммы и расположенного над и под ней белкового компонента (рис. 14). Эти слои часто состоят из белковых шестиугольных пластинок. Сверху перипласта у криптофитовых могут располагаться семиугольные розеточные органические чешуйки.

Для многих водорослей характерно формирование клеточных стенок, которые секретируются клетками и образуются кнаружи от плазмалеммы. Например, у диатомей поверх плазмалеммы формируется особый клеточный покров — *панцирь* (рис. 15), в химическом отношении состоящий из аморфного кремнезема. Помимо кремнезема в состав панциря входит примесь органических соединений и некоторых металлов (железо, алюминий, магний). Панцирь изнутри и снаружи покрыт тонким органическим слоем, состоящим из пектиновых веществ (подробнее о морфологии панциря см. раздел «Диатомовые водоросли»).

Своеобразная клеточная стенка формируется у монад хламидомонадовых и вольвоксовых водорослей. В ней отсутствует целлюлоза, и она состоит из гликопротеинов (белков, соединенных с углеводами). Углеводы представлены галактозой, арабинозой, маннозой и глюкозой.

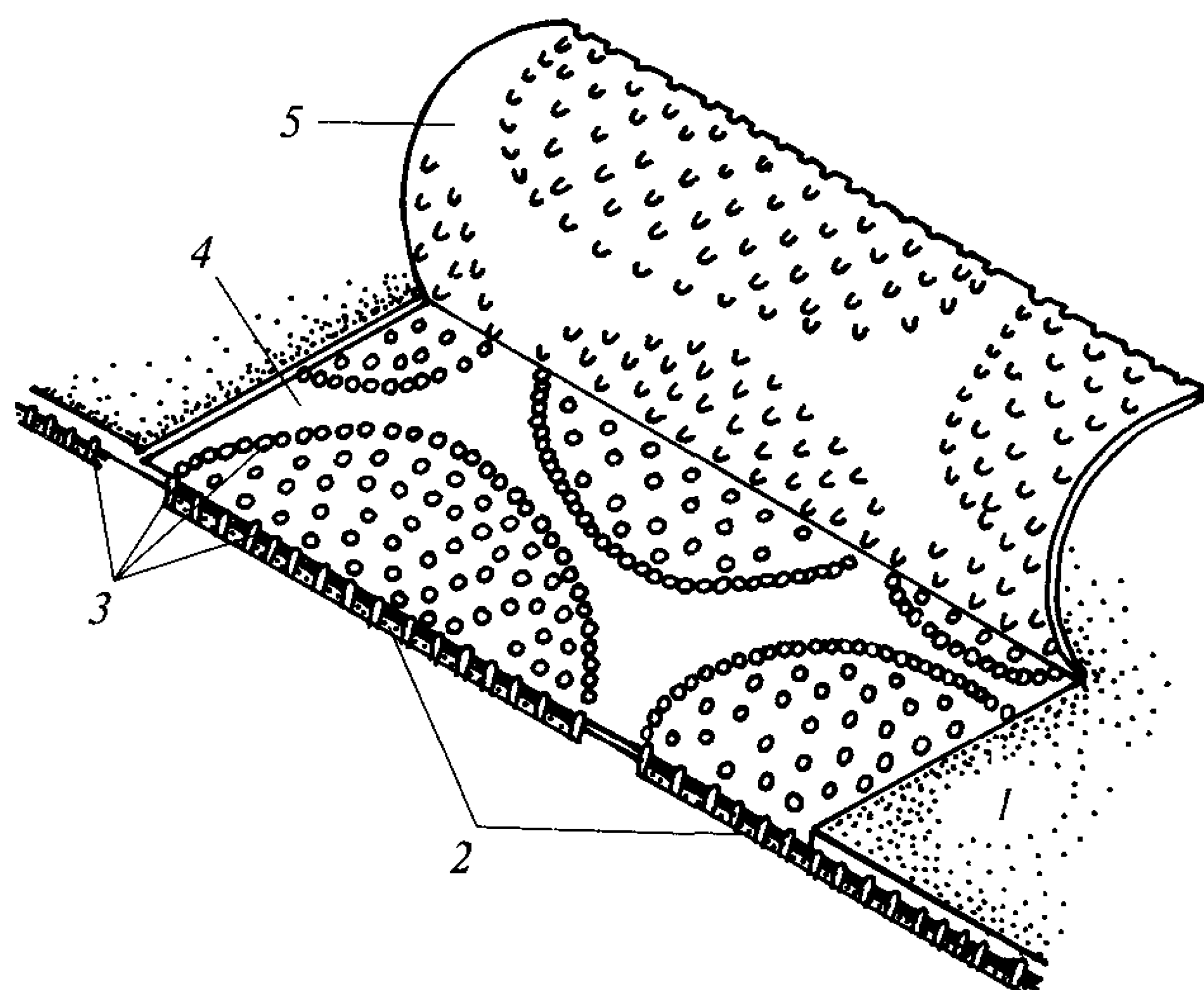


Рис. 14. Схема строения перипласта криптофитовых (P. Kugrens, R. E. Lee, 1987):
1 — плазмалемма; *2* — перипластные пластинки; *3* — внутримембранные частицы; *4* — внутренняя поверхность плазмалеммы; *5* — наружная поверхность плазмалеммы

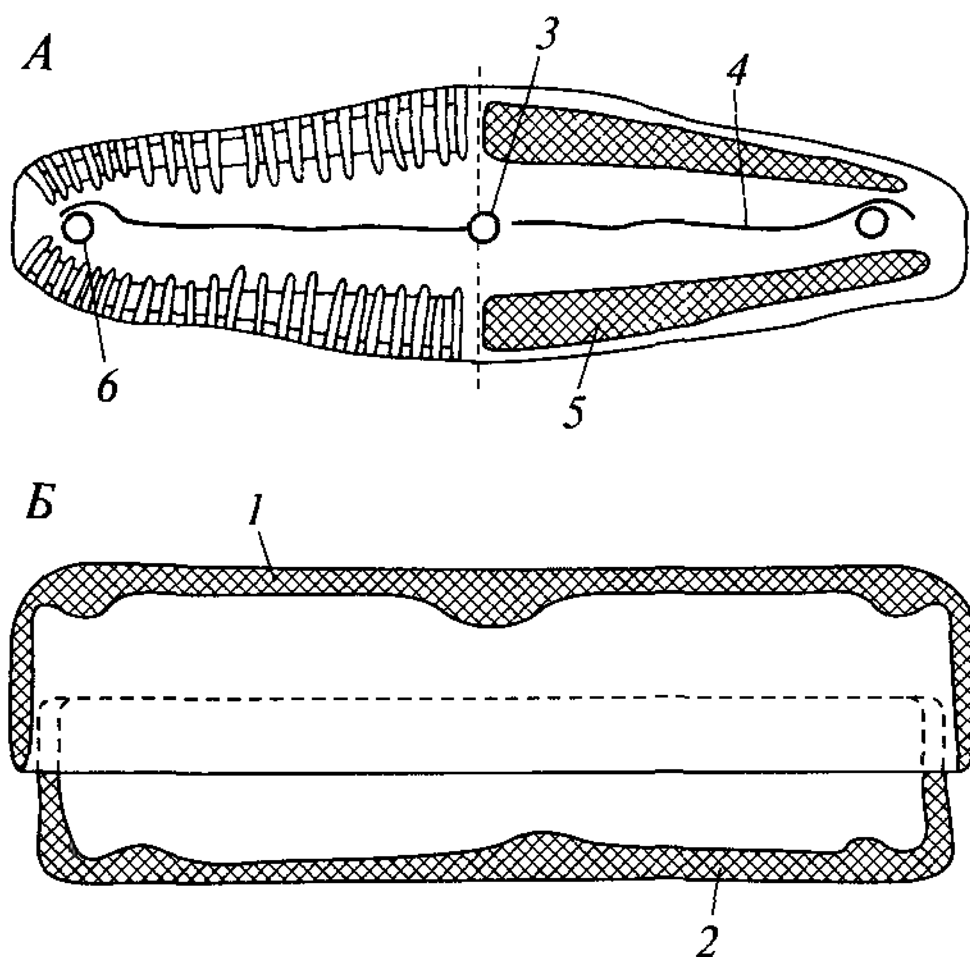


Рис. 15. Схема строения панциря диатомей (*А* — вид со створки; *Б* — вид с пояска) (G. R. South, A. Whittick, 1987):

1 — эпитека; *2* — гипотека; *3* — центральный узелок; *4* — шов; *5* — хлоропласт; *6* — полярный узелок

Клеточная стенка у цианобактерий расположена между плазмалеммой и слизистыми чехлами, капсулами или влагалищем. Ее основным структурным компонентом, как и у грамотрицательных бактерий (при окраске по Граму кристаллическим фиолетовым после обработки спиртом они обесцвечиваются), является муреин. Жесткий каркас, окружающий клетку, представляет собой одну гигантскую мешковидную молекулу муреина (муреиновый мешок) (рис. 16).

В истинных клеточных стенках водорослей, во многом сходных с клеточными стенками у высших растений, структурный компонент — целлюлоза; она собрана в волокна, расположенные рядами параллельно плазмалемме и связанные между собой поперечными мостиками. Такой каркас погружен в матрикс, состоящий из пектина, гемицеллюлозы и других веществ. *Гемицеллюлозы* — гетеромерные ветвящиеся полимеры, состоящие из различных гексоз (глюкозы, маннозы, галактозы и др.), пентоз (ксилозы, арабинозы) и уроновых кислот (глюкуроновой и галактуроновой). *Пектиновые вещества* — разветвленные, сильногидратированные полимеры, отрицательно заряженные благодаря множеству остатков галактуроновой кислоты. Компоненты матрикса синтезируются в аппарате Гольджи и затем изливаются в оболочку.

Альгиновая кислота — полимер, содержащий остатки *D*-маннуроновой и *L*-гулуроновой кислот: ее растворимые соли присутствуют в большом количестве в клеточной стенке у бурых водорослей (рис. 17). Фуканы (фукоидины, фукоиданы или аскофилланы) — полимеры *L*-фукозы и сульфатированных сахаров (см. рис. 17) также встречаются в матриксе у бурых водорослей. У красных водорослей аморфный матрикс состоит из галактанов, которые включают агар, каррагинан, порфиран, фурцеллеран, фуноран. *Агар* — фикоколлоид, нерастворимый в холодной воде, но растворимый в горячей. Он

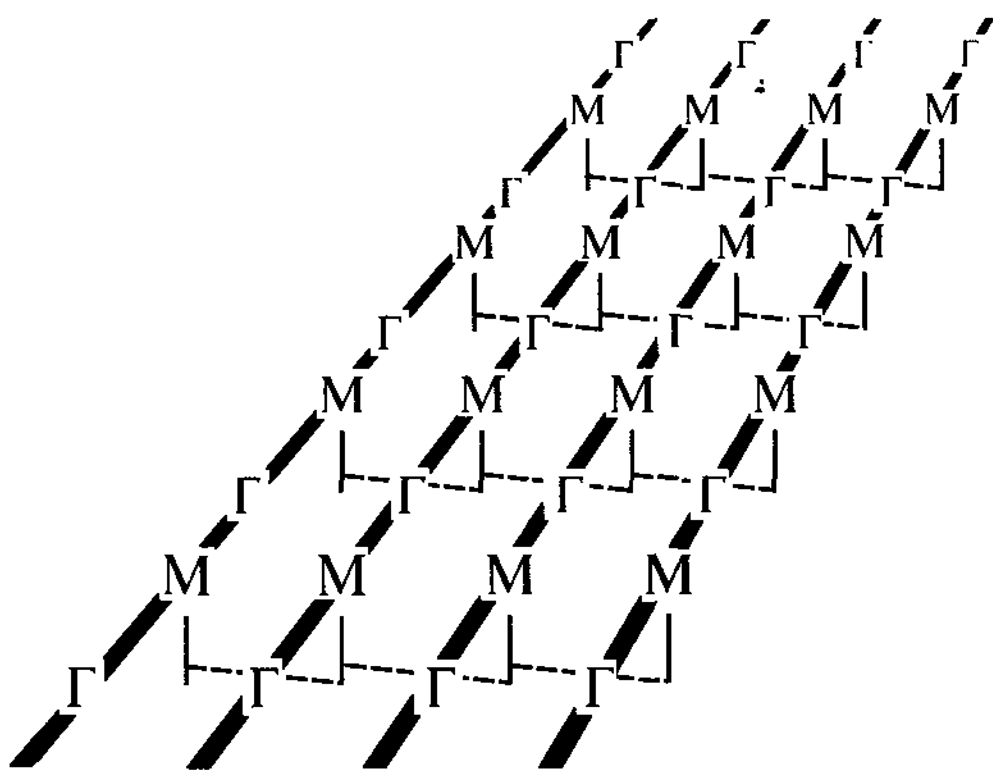


Рис. 16. Муреиновая сеть (Ю. С. Ченцов, 1995):

М — *N*-ацетилмурамовая кислота; *Г* — *N*-ацетилглюкозамин, соединенные между собой пептидными связями

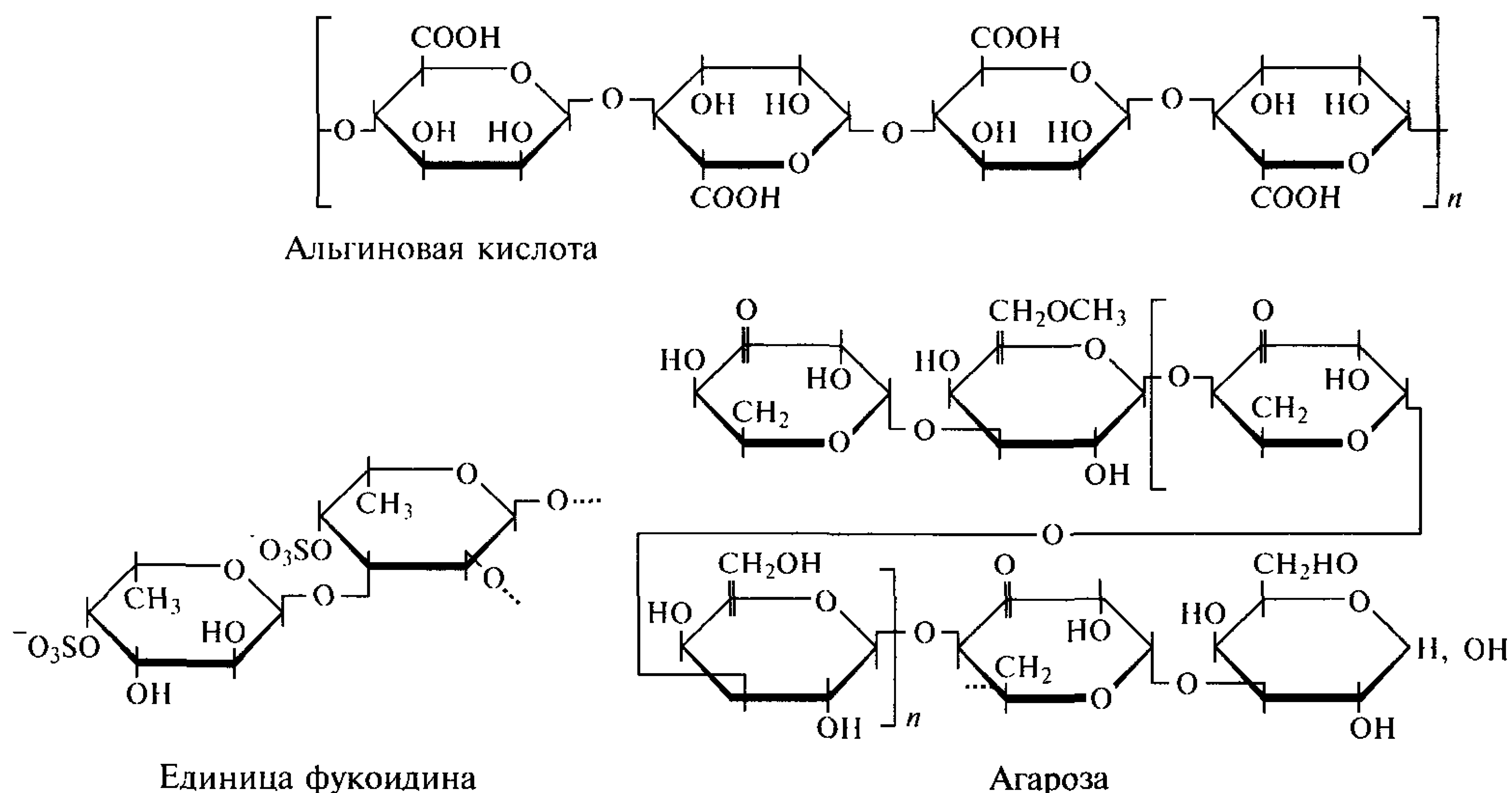


Рис. 17. Структурные единицы альгиновой кислоты, фукоидина, агарозы

состоит из двух полисахаридов — агарозы (см. рис. 17) и агаропектина. Оба полисахарида состоят из остатков β-*D*-галактозы и 3,6-ангидро-α-*L*-галактозы. *Каррагинаны* — фикоколлоиды, близкие к агару (полисульфатированные галактаны, состоящие из остатков *D*-галактозы и 3,6-ангидро-*D*-галактозы), но для получения гелей необходима более высокая их концентрация, чем для агара.

Аморфные полисахариды зеленых водорослей более сложные; они содержат остатки *D*-галактозы, *L*-арабинозы, *D*-ксилозы, *D*-глюкуроновой кислоты и *L*-рамнозы.

Целлюлоза обнаружена в клеточных стенках зеленых, желтозеленых (трибофициевых), красных и бурых водорослей. В отличие от высших растений у водорослей структурный компонент может состоять из маннанов и ксиланов. Маннаны встречаются в клеточных стенках зеленых сифоновых водорослей, ксиланы — в клеточных стенках зеленых сифоновых водорослей и некоторых красных водорослей.

Микрофибриллы целлюлозы синтезируются на наружной поверхности плазмалеммы с помощью особых белковых комплексов, содержащих фермент целлюлозосинтетазу. Эти комплексы встроены в плазмалемму и, двигаясь в ее плоскости, оставляют после себя синтезированную микрофибриллу. Различают два типа белковых комплексов — линейные и розеточные (рис. 18). *Линейные терминальные комплексы* (рис. 18, *А*) известны у различных организмов, образующих целлюлозу (зеленые водоросли, исключая харофитов; глаукоцистофиты; некоторые трибофициевые; бурые и красные водоросли). Они принимают участие в синтезе микрофибрилл крупного диаметра и высокой кристалличности. Количество субъединиц у них соответствует числу глюкановых цепочек в микрофибриллах. Терминальные комплексы откладываются в плазмалемме за счет слияния везикул аппарата Гольджи. Клетка может регулировать присутствие и плотность терминальных комплексов в плазмалемме, регулируя скорость образования и доставки везикул к плазмалемме.

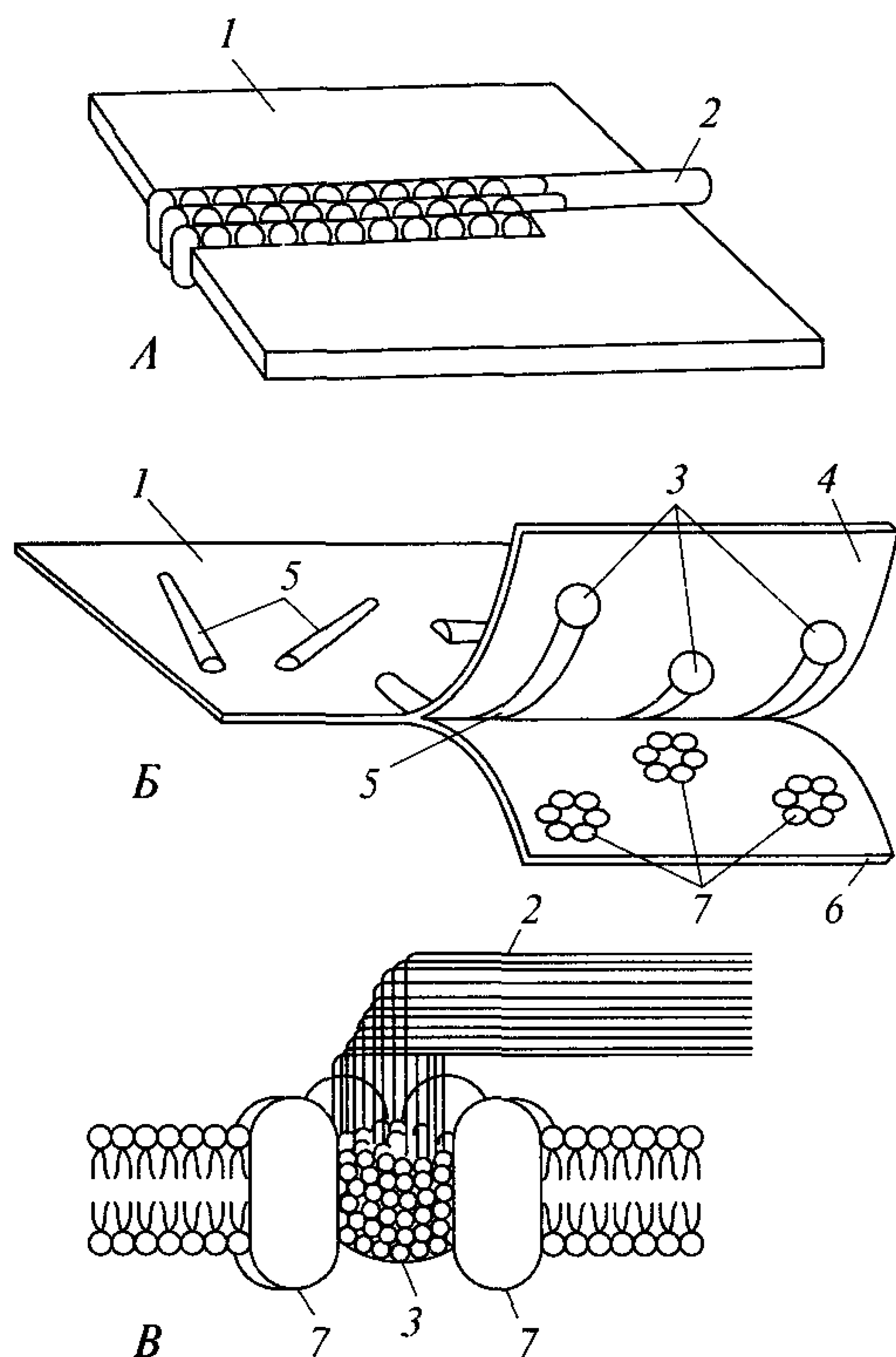


Рис. 18. Схема линейного терминального комплекса (*А*) и терминального комплекса в виде розеток (*Б*), схема соединения глобула — розетка (*В*) (С. П. Вассер и др., 1989):

1 — наружная поверхность плазмалеммы; *2* — микорфибрилла; *3* — глобула; *4* — экзоплазматическая поверхность скола; *5* — отпечаток микрофибриллы; *6* — протоплазматическая поверхность; *7* — розетка

Розеточные терминальные комплексы (рис. 18, *Б*, *В*) состоят из 6—7 периферических гранул и одной центральной. Такие комплексы известны у ряда харофитовых и у высших растений.

Многие динофитовые, некоторые эвстигматофициевые и определенные зеленые водоросли в своих оболочках откладывают химически стойкие вещества. Так, зеленые водоросли образуют фенолсодержащие полимеры, близкие к спорополленину спор и пыльцы высших растений. Некоторые зеленые водоросли и эвстигматофициевые образуют стойкие к разрушению клеточные стенки, состоящие из альгинанов, которые в биохимическом плане отличаются от спорополленина. *Альгинаны* — полимеры неветвящихся углеводов, у которых отсутствуют фенольные группировки. Динофитовые откладывают в своих оболочках очень устойчивый фенольный полимер, отличный и от спорополленина, и от альгинанов.

Жгутиковый аппарат

Монадные вегетативные клетки и монадные стадии в жизненном цикле (зооспоры и гаметы) водорослей снабжены *жгутиками* — длинными и довольно толстыми (около 0,2 мкм) немногочисленными выростами клеток, снаружи покрытыми плазмалеммой. Их количество, длина, морфология, место прикрепления, характер движения достаточно разнообразны у водорослей, но постоянны внутри больших родственных групп.

Жгутики могут прикрепляться на переднем конце клетки (апикально) или могут быть чуть сдвинуты в бок (субапикально), возможно их прикрепление сбоку клетки (латерально) и на брюшной стороне клетки (вентрально). Жгутики, одинаковые по морфологии, называются *изоморфными*, если они различаются (например, один перистый, а другой гладкий) — *гетероморфными*. *Изоконтные* клетки несут жгутики одинаковой длины, *гетероконтные* — разной длины.

Жгутики имеют единый план строения. Можно выделить свободную часть (ундулиподию), переходную зону, базальные тела (кинетосомы) и корни

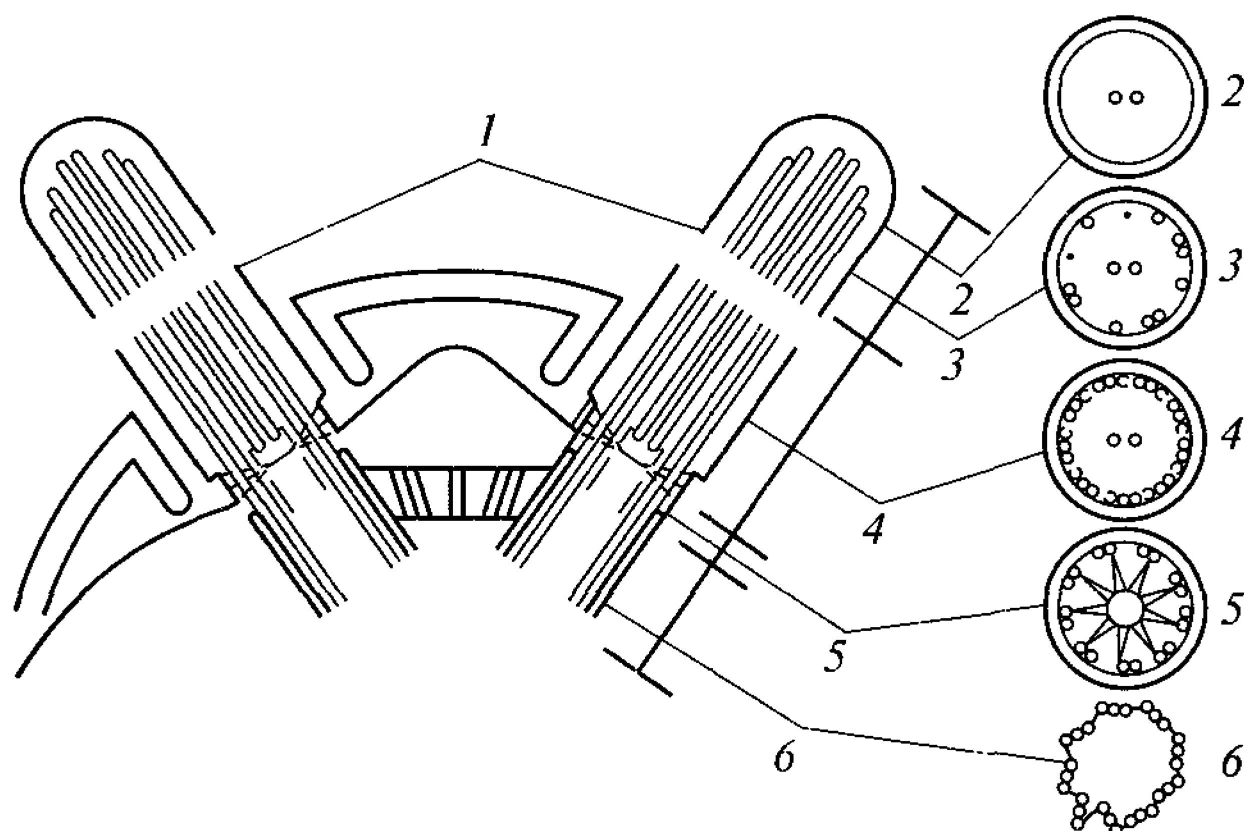


Рис. 19. Схема строения жгутиков *Chlamydomonas* (Л.Л. Великанов и др., 1981):

1 — продольный разрез жгутиков; *2*, *3* — поперечные разрезы через кончик жгутика; *4* — поперечный срез через ундулиподию; *5* — переходная зона; *6* — поперечный разрез через основание жгута — кинетосому

(рис. 19). У ряда водорослей базальные тела могут существовать без ундулиподий, могут также отсутствовать корни.

Ундулиподия. На эту часть жгутика надета цитоплазматическая мембрана; под ней в цитоплазматическом матриксе расположена аксонема, а у некоторых водорослей — параксиальные структуры. Жгутики водорослей способны совершать ритмические волнообразные движения, отсюда происходит и название — ундулиподия (в переводе с латинского «волноножка»). Биение жгутиков обусловлено изгибанием аксонемы. *Аксонема* представлена расположенными по кругу 9 парами периферических микротрубочек и парой центральных микротрубочек в центре. Каждый дуплет образован *А*- и *В*-микротрубочками. Трубочка *А* снабжена двумя боковыми ручками, обращенными к следующему дуплету, и радиальным тяжем соединена с центральной парой микротрубочек (рис. 20). Боковые ручки нужны для изгибания жгутика, которое обусловлено АТФ-зависимым скольжением микротрубочек аксонемы. Кроме того, имеются промежуточные фибриллы, соединяющие соседние дуплеты, и ряд других образований. В апикальной части жгутика центральная пара микротрубочек может быть длиннее периферических, тогда на кончике жгутика имеется тонкий вырост — *акронема*. Центральная пара микротрубочек может отсутствовать, например в сперматозоидах диатомовых, в коротком жгутике у диктиоховых и золотистых водорослей из поряка гидрурусовых.

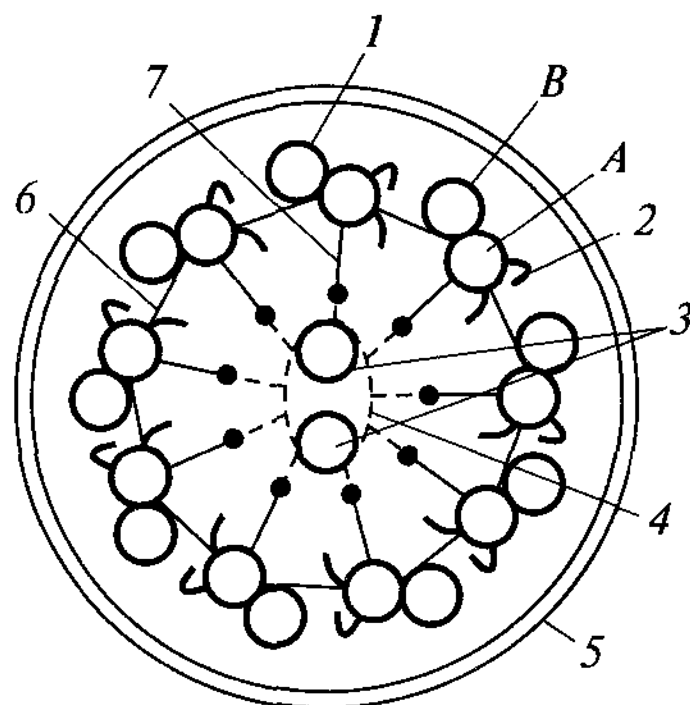


Рис. 20. Схема поперечного разреза через ундулиподию жгутика (по данным разных авторов):

1 — наружные дуплеты; образованные *А*- и *В*-микротрубочками; *2* — боковые ручки; *3* — центральные микротрубочки; *4* — центральный футляр; *5* — плазматическая мембрана, *6* — мостики между периферическими трубочками; *7* — радиальные спицы

Параксиальный тяж — электронно-плотное образование, которое расположено между поверхностной мембраной жгутика и его аксонемой. Эта структура присутствует в жгутиках эвгленовых, динофитовых, пелагофициевых, диктиохофициевых, ряда пединеллофициевых и репродуктивных клеток некоторых зеленых водорослей. Он тянется вдоль аксонемы и состоит обычно из спирально закрученных относительно друг друга пучков микрофиламентов. Толщина этих микрофиламентов варьирует у разных видов от 2—4 до 25 нм. Пучки на всем протяжении прикреплены к одному или двум периферическим дуплетам аксонемы. Параксиальный тяж значительно увеличивает толщину жгутика. У пединеллофициевых он устроен несколько иначе, микрофибриллы не группируются в пучок, а свободно тянутся вдоль аксонемы, занимая значительный объем жгутика. Необычные фибриллярные образования обнаружены в зооспорах зеленой водоросли *Urospora*. У них от каждого дуплета периферических микротрубочек отходит по одному фибриллярному гребню, направленных таким образом, что образуют утолщения по обе стороны жгутика.

Жгутики могут быть гладкими или покрыты *чешуйками* либо *мастигонемами* (волосками), а у синуровых, динофитовых и криптофитовых покрыты и мастигонемами, и чешуйками. Мастигонемы бывают трубчатые и нетрубчатые (простые). К *трубчатым* мастигонемам, состоящим чаще из белков и гликопротеинов, относятся:

— трехчастные (у охрофитов), имеющие гликопротеиновую природу; состоят из короткой базальной части, длинного полого стержня и верхней части, состоящей из одного или нескольких филаментов (рис. 21);

— четырехчленные (у празинофициевых), полисахаридной природы; состоят из базального, или заякоривающего, филамента, толстой трубчатой части, части из мелких субъединиц и терминального филамента, который может отсутствовать; мастигонемы расположены с двух сторон на жгутиках;

— двухчастные (у криптофитов) неизвестной природы; состоят из трубчатой части и одного или двух тонких терминальных волосков; располагаются или в два супротивных ряда на длинном жгутике и в один ряд на коротком, или только в один ряд на обоих, или (у некоторых видов) короткий жгут свободен от мастигонем.

Трубчатые волоски начинают развиваться в *перинуклеарном пространстве* (пространство между наружной и внутренней мембранами ядра), где собираются их основание и трубчатая части. Затем волоски перемещаются в аппарат Гольджи, где к ним добавляются терминальные филаменты. Далее в везикулах Гольджи они доставляются к плазмалемме, где высвобождаются и прикрепляются к мембране жгутиков.

Простые волоски состоят из гликопротеинов. Это тонкие волоски или нити, отходящие от поверхности жгутика (эвгленовые, глаукоцистофитовые и некоторые динофитовые, примнезиофитовые и зеленые водоросли) и различающиеся по строению и расположению на жгутиках.

Жгутики криптомонад, динофитовых, примнезиофитовых, охрофитовых, зеленых, синуровых и золотистых водорослей могут быть покрыты чешуйками разной формы и размеров (см. рис. 21). Чешуйки могут покрывать жгутики в один или несколько слоев: например, у празинофициевых на жгутиках может быть до четырех слоев органических чешуек, причем каждый слой отличается

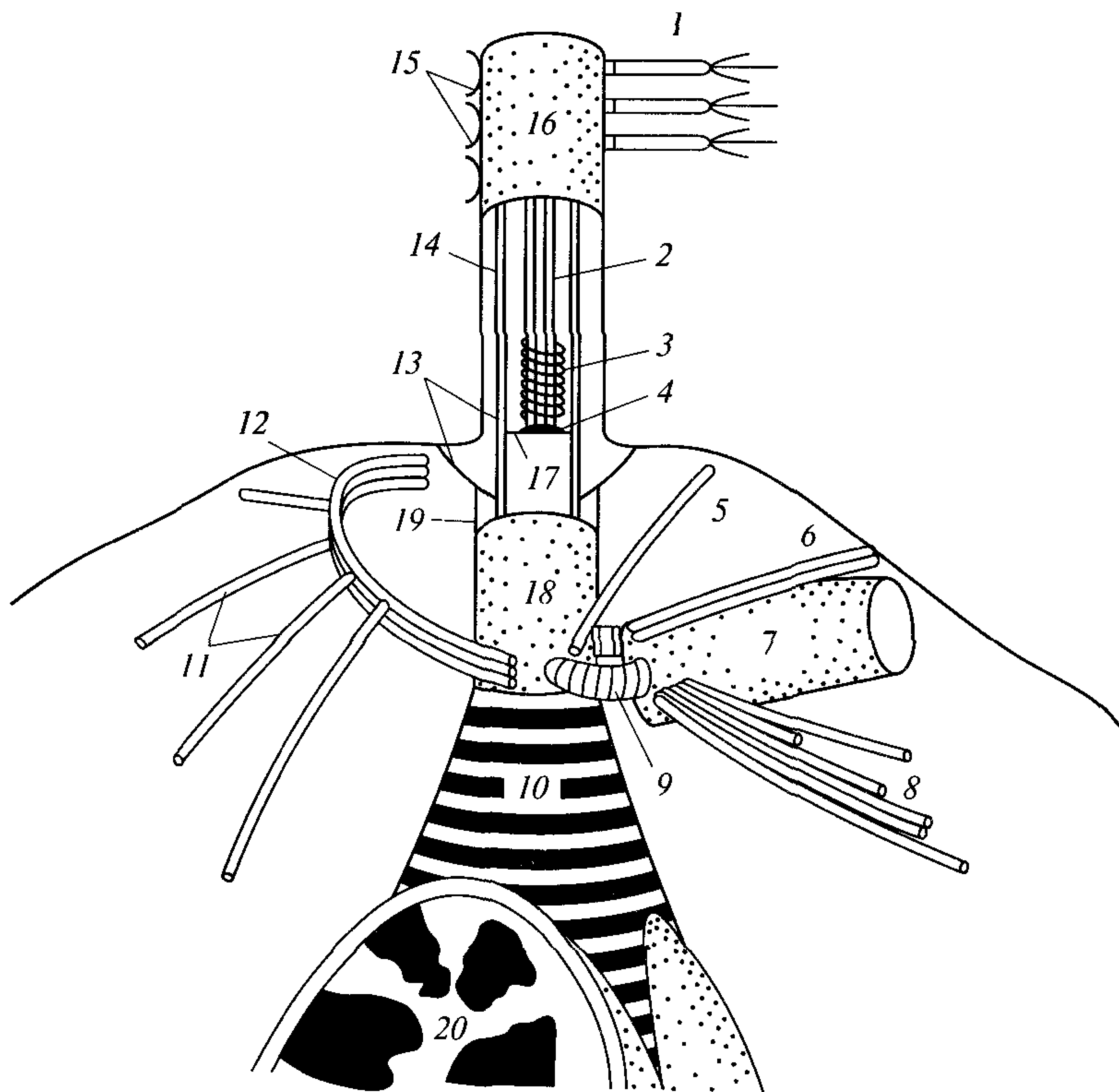


Рис. 21. Обобщенная схема строения жгутикового аппарата (С. А. Карпов, 2001):

1 — трехчленные трубчатые мастигонемы; *2* — центральные микротрубочки аксонемы; *3* — переходная спираль; *4* — аксосома; *5, 6, 8* — микротрубочковые корешки; *7* — безжгутиковая кинетосома; *9* — фибриллярный мостик между кинетосомами; *10* — ризопласт; *11* — вторичные микротрубочки; *12* — ребристый корешок с отходящими вторичными микротрубочками (*11*); *13* — переходные фибриллы; *14* — периферические дуплеты микротрубочек аксонемы; *15* — жгутиковые чешуйки; *16* — жгутик; *17* - поперечная пластинка; *18* — жгутиковая кинетосома; *19* - триплеты микротрубочек кинетосомы; *20* — ядро

своим типом чешуек. Так, у *Pyramimonas* на мембране жгутика располагаются мелкие кристалловидные чешуйки, над ними лежат более крупные плоские чешуйки, и третий слой образован крупными чешуйками с косо торчащим шипом. У празинофициевых водорослей каждый род характеризуется своим определенным набором чешуек.

Переходная зона. К переходной зоне относятся часть жгутика от верхнего конца базального тела до места основания центральных микротрубочек аксонемы, а также структуры, расположенные вокруг этого основания. Функционально элементы переходной зоны играют роль в укреплении жгутика в месте его выхода из клетки. Переходные зоны делятся на длинные (поперечная пластинка расположена выше поверхности плазмалеммы клетки) и короткие (поперечная пластинка расположена на уровне поверхности клетки). Структуры переходной зоны у водорослей весьма разнообразны. Их особенности считают важными филогенетическими и таксономическими маркерами. У водорослей выделяют несколько типов структур переходной зоны.

1. *Поперечная пластинка* встречается в переходной зоне практически всех групп водорослей (см. рис. 21). Чаще всего она одна, но реже (некоторые криптофитовые, динофитовые, примнезиофитовые, пелагофициевые) их две. Часто в центре поперечной пластинки встречается утолщение — *аксосома*, например у динофитов. Поперечная пластинка отсутствует у диатомовых, некоторых зеленых, эвгленовых, примнезиофитовых водорослей.

2. *Звездчатая структура* зеленых водорослей на продольных разрезах выглядит в виде буквы Н, а на поперечных — в виде девятиконечной звезды (см. рис. 19). Она образована тонкими филаментами, которые связывают *А*-трубочки с полым цилиндром в центре аксонемы. Эта структура найдена в жгутиках вегетативных клеток, зооспор, гамет зеленых водорослей, а также у жгутиковых стадий мхов, папоротников.

3. *Переходная спираль* (см. рис. 21) охрофитовых на продольных разрезах выглядит в виде рядов продольных точек или зигзагообразных линий вдоль периферических дуплетов. Степень ее развития часто связана с длиной жгутика, она короче или может отсутствовать в коротком жгутике. Количество витков спирали у представителей разных классов различается: так, больше всего витков (6—9) обнаружено у синуровых, меньше всего (2) у пединеллофициевых и пелагофициевых. Помимо охрофитовых спираль присутствует наряду со звездчатым образованием у зеленой водоросли *Pyramimonas*.

4. *Переходный цилиндр* на продольных срезах выглядит как две прямые вертикальные линии между центральными и периферическими микротрубочками. Встречается у некоторых динофитовых и примнезиофитовых. У примнезиофита *Pleurochrysis* вплотную к периферическим дуплетам микротрубочек прилегает цилиндр с тонкими стенками, в него вложен толстостенный цилиндр.

Многообразие структур переходной зоны жгутиков водорослей не исчерпывается перечисленными примерами.

Базальное тело, или кинетосома. У этой структуры в виде полого цилиндра стенка образована девятью триплетами микротрубочек (см. рис. 19, 21). С помощью переходных фибрилл верхний конец базального тела обычно связан с плазмалеммой клетки. Базальные тела часто соединены между собой фибриллярными мостиками, относительно друг друга могут располагаться параллельно, под острым, прямым или тупым углом, а также антипараллельно (под углом 180°). Базальные тела у ряда водорослей могут принимать участие в делении ядра, становясь центрами организации микротрубочек. От базальных тел отходят корешки.

Корешковая система. Эта система представлена микротрубочковыми и фибриллярными структурами, которые непосредственно отходят от кинетосом или связаны с ними короткими связками (см. рис. 21). Они закрепляют жгутик в теле клетки, выполняют цитоскелетную функцию, могут принимать участие в образовании аппарата питания, иногда могут быть центрами организации микротрубочек (ЦОМТ). Очень редко корешки отсутствуют, например у диатомовых, болидофициевых и пелагофициевых, но полагают, что, возможно, корешки у них просто не выражены морфологически. *Фибриллярные корешки* могут быть простыми или поперечно-исчерченными. Поперечно-исчерченные корешки могут состоять из структурного белка ассамблина, тогда они ассоциированы с микротрубочками и не сократимы, или из белка центрина, тогда они не связаны с микротрубочками и могут медленно сокращаться.

Микротрубочковые корешки образованы одиночными микротрубочками или пучками и лентами микротрубочек. Строение корешковой системы подробно рассмотрено в характеристиках различных отделов и классов водорослей.

Гаптонема. Эта уникальная структура у примнезиофитовых (гаптофитов) имеет вид тонкого (короткого или длинного) выроста между двумя жгутиками (см. рис. 222, кн. 2). Внутри нее находится лента из 6—8 микротрубочек, которая окружена каналом гладкой эндоплазматической сети. Микротрубочки гаптонемы отходят от одного из базальных тел и, по мнению некоторых исследователей, могут рассматриваться как один из микротрубочковых корешков жгутика. С другой стороны, у гаптонемы найдены свои собственные фибриллярные корешки.

Митохондрии

Митохондрии встречаются в клетках эукариотных водорослей, причем их число на клетку варьирует. Так, в клетках синуровых водорослей их несколько, а у эвгленовых может быть единственная митохондрия в виде сети; для ряда одноклеточных зеленых водорослей были описаны гигантские одиночные митохондрии. Митохондрии могут по-разному располагаться в клетке — в центре, по ее периферии, у монадных представителей они расположены у основания жгутиков.

Митохондрии в клетках водорослей значительно более разнообразны по форме и строению в сравнении с митохондриями высших растений. Они могут быть округлыми, нитевидными, удлиненными, в виде сети или неправильных очертаний. Их форма может варьировать в одной и той же клетке на разных стадиях жизненного цикла. Как и у других эукариот, митохондрии покрыты оболочкой, состоящей из двух мембран. Внутренняя мембрана образует складки — *кристы*. Кристы различаются по форме (рис. 22): *дисковидные* (имеют вид теннисных ракеток — уплощенные, округлые с суженным основанием) у эвгленовых, *трубчатые* у страменопил, примнезиофитовых, динофитовых, хлорарахниофитовых, *пластинчатые* у зеленых, красных, криптомонад и глаукоцистофитовых водорослей. Самыми примитивными считаются дисковидные кристы.

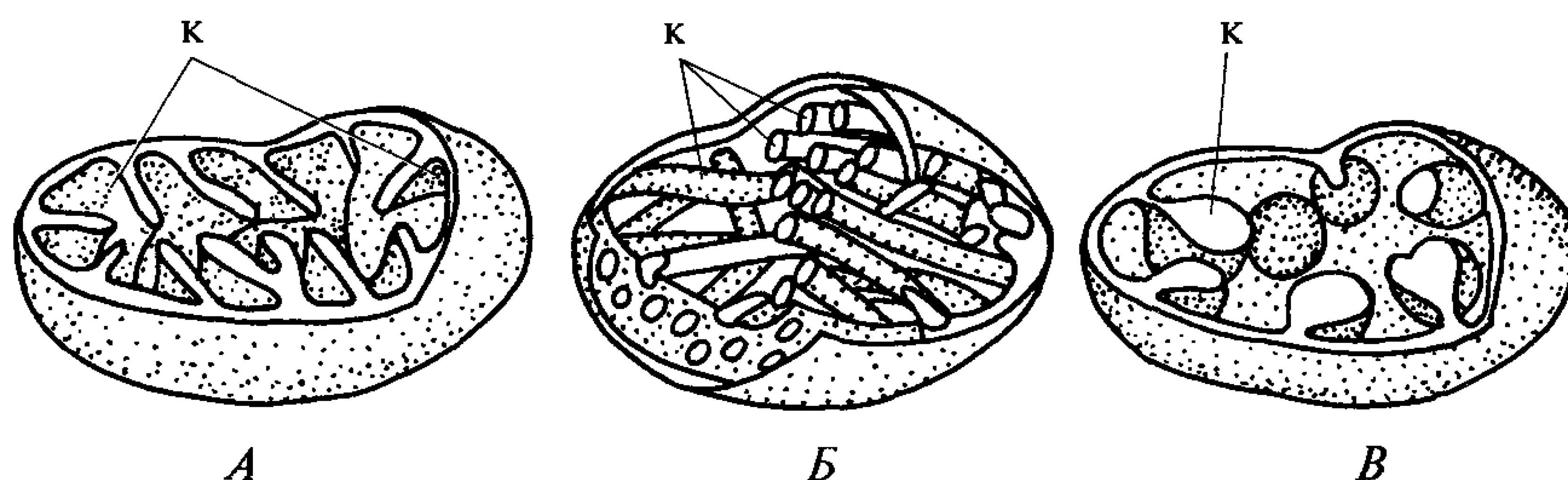


Рис. 22. Различные типы крист (к) митохондрий (С.А.Карпов, 2001; О.Г.Кусакин, А.Л.Дроздов, 1994):
А — пластинчатые; *Б* — трубчатые; *В* — дисковидные

Матрикс митохондрий содержит рибосомы и митохондриальную ДНК. Митохондрии по многим признакам близки к прокариотным протеобактериям, от которых, как полагают, они и произошли. Считают, что в процессе такого симбиогенеза митохондрии большую часть своих генов передали ядру эукариота, поэтому в настоящее время белковый синтез в митохондриях на 80 % зависит от ядра. Предполагается, что митохондрии, несмотря на все их разнообразие, появились лишь однажды.

Пероксисомы

Эти тельца округлой формы, величиной менее 1 мкм встречаются в цитоплазме и ограничены одинарной мембраной. В них нет ДНК и отсутствует собственный синтез белка, но они способны к саморепликации. В пероксисомах отмечается повышенное содержание оксидаз (ферменты окислительного дезаминирования аминокислот, при работе которых образуется перекись водорода), каталазы (фермент, разрушающий перекись водорода) и ферментов глиоксалатного цикла (участвуют в превращении жиров в углеводы). Пероксисомы обнаружены у простейших, некоторых грибов, высших растений, в печени и почках высших позвоночных животных, в клетках водорослей.

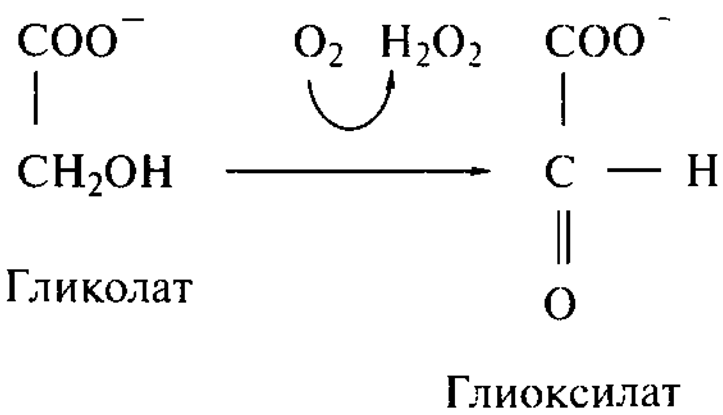


Рис. 23. Окисление гликолата

Харовые, красные, глаукоцистофитовые, трибофициевые, рафидофициевые, эвстигматофициевые, бурые водоросли и высшие растения используют в процессе фотодыхания фермент гликолатоксидазу, которая при участии молекулярного кислорода приводит к образованию перекиси водорода, разрушающейся ферментом каталазой (рис. 23). Цианобактерии, динофитовые, криптофитовые, эвгленовые, диатомовые и зеленые водоросли, исключая харовых, используют для разрушения гликолата — гликолатдегидрогеназу.

Пластиды

У эукариотных водорослей встречаются два типа пластид: хлоропласты (хроматофоры) и лейкопласты (амилопласты). Хлоропласты водорослей в отличие от высших растений значительно разнообразнее как по форме, так и по строению (рис. 24).

Оболочка хлоропластов у глаукоцистофитовых, зеленых и красных водорослей состоит из двух мембран. У других эукариотных водорослей хлоропласт окружен дополнительными одной или двумя *мембранами хлоропластной эндоплазматической сети.* У эвгленовых и большинства динофитовых присутствует одна мембрана хлоропластной эндоплазматической сети, т.е. оболочка хлоропласта состоит из трех мембран, в то время как у охрофитовых, примнезиофитовых, криптофитовых и хлорарахниофитовых оболочка хлоропласта имеет 4 мембраны, так как у них присутствуют дополнительно две мембраны хло-

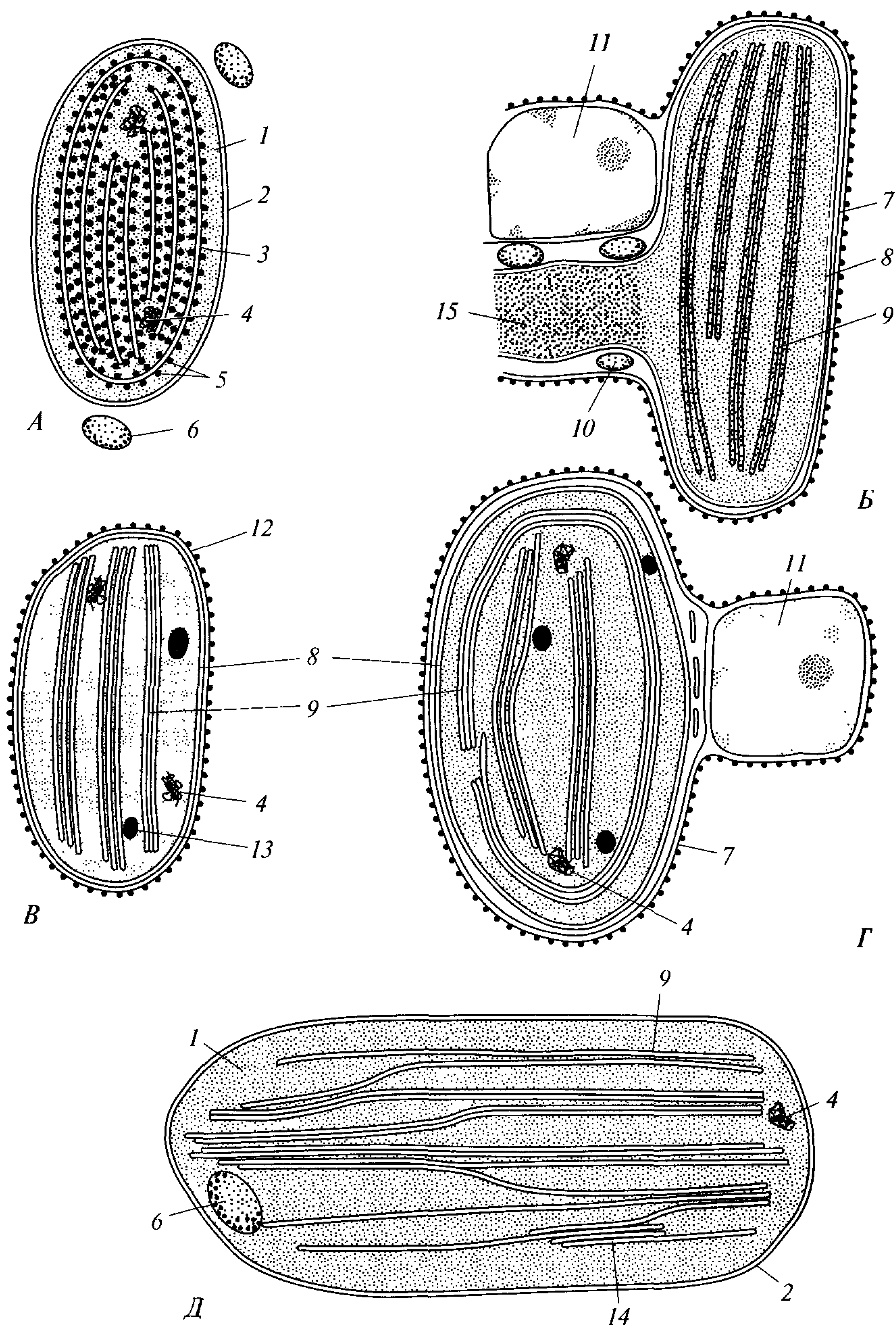


Рис. 24. Схема строения хлоропластов у эукариотных водорослей (R.E.Lee, 1999):

А — тилакоиды расположены по одному, отсутствует хлоропластная ЭПС (Rhodophyta); *Б* — ламеллы двухтилакоидные, две мембраны хлоропластной ЭПС (Cryptophyta); *В* — трехтилакоидные ламеллы, одна мембрана хлоропластной ЭПС (Dinophyta, Euglenophyta); *Г* — ламеллы трехтилакоидные, две мембраны хлоропластной ЭПС (Ochrophyta, Prymnesiophyta); *Д* — двух-, шеститилакоидные ламеллы, отсутствует хлоропластная ЭПС (Chlorophyta); *1* — рибосомы; *2* — оболочка хлоропласта; *3* — опоясывающий тилакоид; *4* — ДНК; *5* — фикобилисомы; *6* — крахмал; *7* — две мембраны хлоропластной ЭПС; *8* — две мембраны оболочки хлоропласта; *9* — ламелла; *10* — запасной продукт; *11* — ядро; *12* — одна мембрана хлоропластной ЭПС; *13* — липид; *14* — грана; *15* — пиреноид

ропластной эндоплазматической сети. У водорослей, хлоропласты которых окружены четырьмя мембранами, наружная мембрана хлоропластной эндоплазматической сети чаще всего переходит в наружную мембрану ядра; к ее наружной поверхности, обращенной к цитоплазме, прикреплены рибосомы. Между второй (мембрана оболочки хлоропласта) и третьей (мембрана хлоропластной эндоплазматической сети) мембранами располагается *перипластидное пространство*, которое может содержать систему тубул, эукариотные рибосомы, а у криптофитовых и хлорарахниофитовых еще и нуклеоморфу. В перипластидном пространстве у криптофитовых откладывается крахмал.

Структурной фотосинтезирующей единицей как прокариот, так и эукариот является *тилакоид* — окруженный мембраной плоский мешочек. В тилакоидные мембраны встроены пигментные системы и переносчики электронов. С тилакоидами связана световая фаза фотосинтеза. Темновая фаза фотосинтеза происходит в строме хлоропласта. У цианобактерий отсутствуют хлоропласты, у них чаще всего по периферии клетки расположены отдельные тилакоиды. У эукариотных водорослей тилакоиды в хлоропластах могут быть одиночными, как у красных водорослей, или образуют ламеллы (по 1—3 у хлорарахниофитовых, по 2—3 у криптофитовых, по 3 у охрофитовых, динофитовых, примнезиофитовых, эвгленовых). У эвгленовых иногда может быть больше 3 тилакоидов в ламелле, но граны не образуются. Ламеллы зеленых водорослей содержат от 2 до 6 или более тилакоидов; формируются также псевдограны и граны. У эвгленовых и большинства охрофитовых под оболочкой хлоропласта располагается опоясывающая ламелла.

Пиреноид — дифференцированная область внутри хлоропласта, которая плотнее окружающей стромы и в которую заходят или нет тилакоиды. Вокруг пиреноида откладываются запасные продукты. Пиреноид содержит фермент рибулезо-1,5-бисфосфаткарбоксилазуоксигеназу (Рубиско), который фиксирует двуокись углерода. Рубиско у водорослей известна в двух формах — I и II. *Форма I* присутствует у некоторых бактерий, цианобактерий, всех водорослей, исключая динофитовых, и высших растений. Она состоит из восьми больших и восьми малых субъединиц (рис. 25). Большая субъединица (мол. масса 54 кДа) кодируется хлоропластным геномом, а малая (мол. масса 14 кДа) кодируется или в хлоропластном геноме, или в ядре, и тогда синтезируется в виде предшественника в цитоплазме. *Форма II* встречается у некоторых эубактерий и большинства динофитовых и состоит из двух больших субъединиц, каждая из которых кодируется ядерным геномом.

Согласно общепринятой и убедительно подтвержденной в настоящее время точке зрения, хлоропласты глаукоцистофитовых, красных и зеленых водорослей произошли в результате первичного эндосимбиоза между цианобактерией и эукариотным организмом (рис. 26). Полагают, что этому событию око-

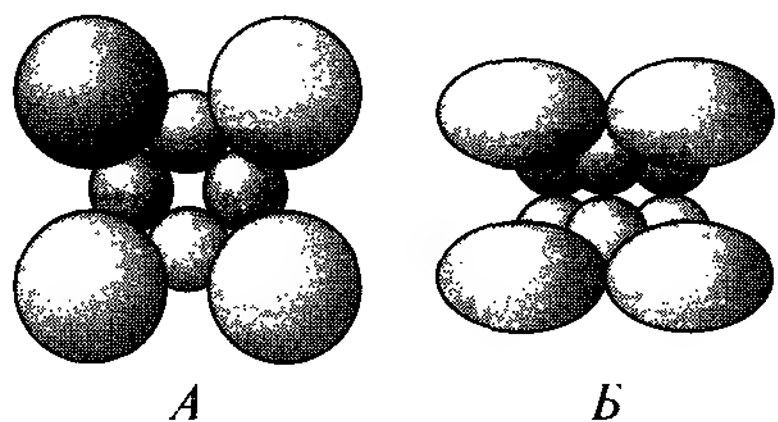


Рис. 25. Структура формы I Рубиско, состоящая из восьми больших субъединиц и восьми малых (R. E. Lee, 1999):

А — вид сверху; *Б* — вид сбоку

ло 1 — 1,5 млрд лет. На происхождение хлоропластов от цианобактерий указывает ряд их особенностей:

1) в мембранах хлоропластов и митохондрий есть специфически построенный фосфолипид — кардиолипин, который характерен для мембран бактерий и отсутствует в плазматической мембране эукариот;

2) в оболочке хлоропластов у глаукоцистофитовых присутствует пептидогликановый слой;

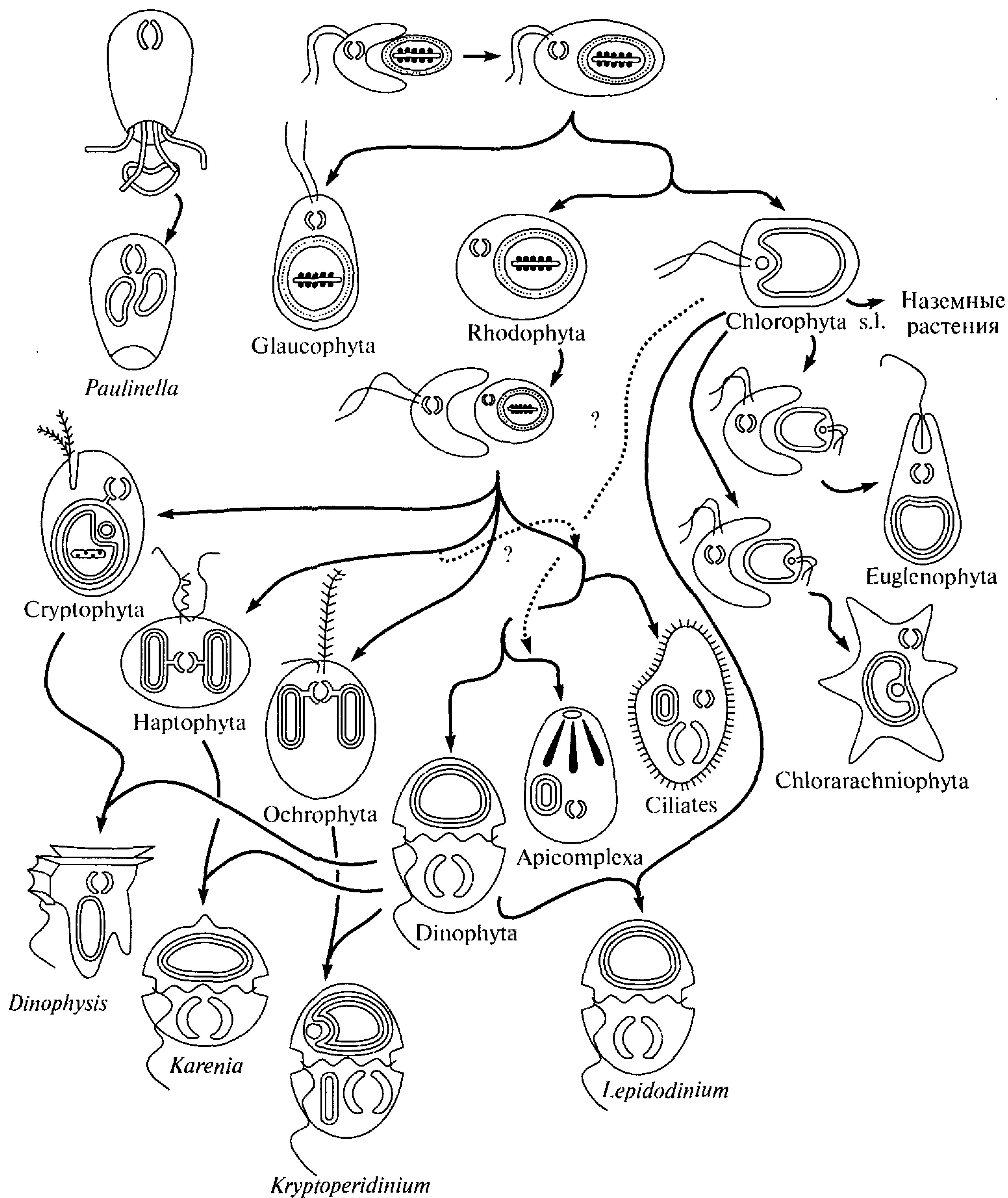


Рис. 26. Эндосимбиоз в эволюции пластид (по P.J. Keeling, 2004 с дополнениями). Прерывистыми линиями показаны другие возможные пути происхождения пластид

3) фикобилиновые пигменты у глаукоцистофитовых и красных водорослей локализованы, как у цианобактерий, в фикобилисомах на поверхности тилакоидов;

4) рибосомы хлоропластов относятся к 70S-типу в отличие от 80S эукариотных рибосом цитоплазмы;

5) структура 16S РНК рибосом хлоропластов почти идентична структуре аналогичной РНК некоторых цианобактерий и отличается от 18S РНК из цитоплазматических рибосом;

6) синтез белка в хлоропластах подавляется антибиотиком левомицетином, который не действует на синтез белка в эукариотных рибосомах (синтез белка в эукариотных рибосомах подавляет циклогексимид);

7) хлоропластная ДНК в отличие от линейных молекул ДНК ядра представляет собой замкнутую кольцевую двухспиральную молекулу;

8) по прокариотическому типу организованы промоторы, регулирующие начало транскрипции (локализованы в области, отстоящей на 35—10 пар нуклеотидов от точки начала транскрипции), а также терминаторы, определяющие ее окончание.

Размеры хлоропластной ДНК варьируют от 130 до 160 тыс. пар оснований. Выявлены общие принципы организации хлоропластной ДНК. Она содержит около 130 генов. В ней представлены гены рРНК, тРНК (около 30 видов), гены рибосомных белков (около 20), гены субъединиц РНК-полимеразы. Хлоропластный геном кодирует около половины белков тилакоидной мембраны, остальные кодируются в ядре. Хлоропластная ДНК содержит, за исключением большинства динофитовых, ген большой субъединицы ключевого фермента фотосинтеза — Рубиско.

Часть функций в результате симбиоза была передана в геном хозяина. Так, в ядре кодируются, а в цитоплазме синтезируются фермент ДНК-полимераза, которая осуществляет редупликацию хлоропластной ДНК, часть рибосомных белков, малая субъединица Рубиско и т.д. Для формирования фермента Рубиско нужен белок-шаперон (мол. масса 60 кДа), который также кодируется в ядре и синтезируется в цитоплазме.

Вторая группа фотосинтезирующих водорослей приобрела свои хлоропласты в результате вторичного симбиоза, когда эукариотная клетка захватила эукариотную красную или зеленую водоросль (см. рис. 26). В результате вторичного симбиоза с красными водорослями возникли хлоропласты у криптомонад, страменопил и примнезиофитовых (гаптофитов). Как результат вторичного симбиоза с зелеными водорослями возникли хлоропласты у хлорарахниофитовых, эвгленовых и некоторых динофитовых (*Lepidodinium viride*, *Gymnodinium chlorophorum*). Хорошим доказательством вторичного симбиотического происхождения хлоропластов служит наличие дополнительных оболочек хлоропластной эндоплазматической сети (внутренняя интерпретируется как плазмалемма первичного симбионта, а наружная — как мембрана пищеварительной вакуоли хозяина).

Пластиды страменопил и примнезиофитовых (гаптофитов) образуют монофилетическую группу, которая является сестринской для цианидиевых и других красных водорослей. Полагают, что они возникли в результате единственного симбиоза с красной водорослью, близкой к цианидиевым.

Третья группа организмов, а это большинство фотосинтезирующих динофитовых, приобрела свои хлоропласты в результате третичного эндосимбиоза,

при котором эукариотная клетка поглотила вторичного эндосимбионта. У таких динофитовых пластиды окружены только тремя мембранами. Возможно, это связано с тем, что наличие слишком многих мембран может быть функционально нестабильным и некоторые из них могут быть потеряны. Для этой группы динофитовых, объединяющей большинство фотосинтезирующих представителей, характерно наличие хлорофилла c_2 и перидинина. У динофитовых ряд хлоропластов произошел за счет других третичных симбиозов с охрофитами (*Kryptoperidinium foliaceum*, *Durinskia baltica*) и криптофитами (*Gymnodinium acidotum*, *Dinophysis*). Для пластид *Karlodinium micrum*, *Karenia brevis*, *Karenia mikimotoi*, окруженных тремя мембранами, характерно наличие хлорофиллов $c_1 + c_2$ и производных фукоксантина и отсутствие перидинина. Такой набор пигментов встречается у примнезиофитовых. Анализ последовательностей пластидных *psaA* + *psbA* генов показал монофилию перидинин- и фукоксантинсодержащих динофитовых, а также то, что эта линия является сестринской примнезиофитам. Полагают, что пластиды динофитовых, содержащие перидинин и фукоксантин, могли произойти в результате третичного симбиоза с гаптофитами. В таком случае наличие хлорофиллов $c_1 + c_2$ и фукоксантина и гена *rbc*L формы I являются примитивными признаками в эволюции динофитовых. Относительно происхождения содержащих перидинин хлоропластов существует и другая точка зрения: хлоропласты таких динофитовых произошли в результате вторичного симбиоза с клеткой красной водоросли.

Пигменты

По особенностям молекулярной структуры фотосинтетические пигменты водорослей подразделяют на три основные группы:

— хлорофиллы (Mg-порфиринполиизопреноиды), поглощающие свет в синей и красной области видимого спектра в интервале длин волн 350—450, 650—750 нм;

— каротиноиды (полиизопреноиды и оксиполиизопреноиды), поглощающие свет в сине-зеленой части видимого спектра при 350—500 нм;

— билины (тетрапирролы с открытой цепью), максимально поглощающие свет в диапазоне длин волн 500—650 нм.

Химическая структура всех трех типов пигментов характеризуется наличием колец и двойных связей, которые осуществляют взаимодействие со светом и передачу световой энергии от молекулы к молекуле.

Хлорофиллы выполняют наиболее важную роль среди фотосинтетических пигментов. Основу молекулы хлорофилла составляет кольцо из 4 пирролов, связанных с ионом магния. У хлорофиллов *a*, *b* и *d* имеется длинная фитольная цепочка, отсутствующая у хлорофиллов *c* (рис. 27). Пластиды водорослей из разных отделов отличаются по составу хлорофиллов. Так, глаукоцистофитовые, красные и эвстигматофициевые водоросли содержат только хлорофилл *a*, зеленые, эвгленовые и хлорарахниофитовые содержат хлорофиллы *a* и *b*. Только у празинофициевых могут присутствовать три формы хлорофилла: *a*, *b* и *c*. Остальные отделы эукариотных водорослей содержат хлорофиллы *a* и *c*. У всех фотосинтезирующих прокариотических водорослей присутствует хло-

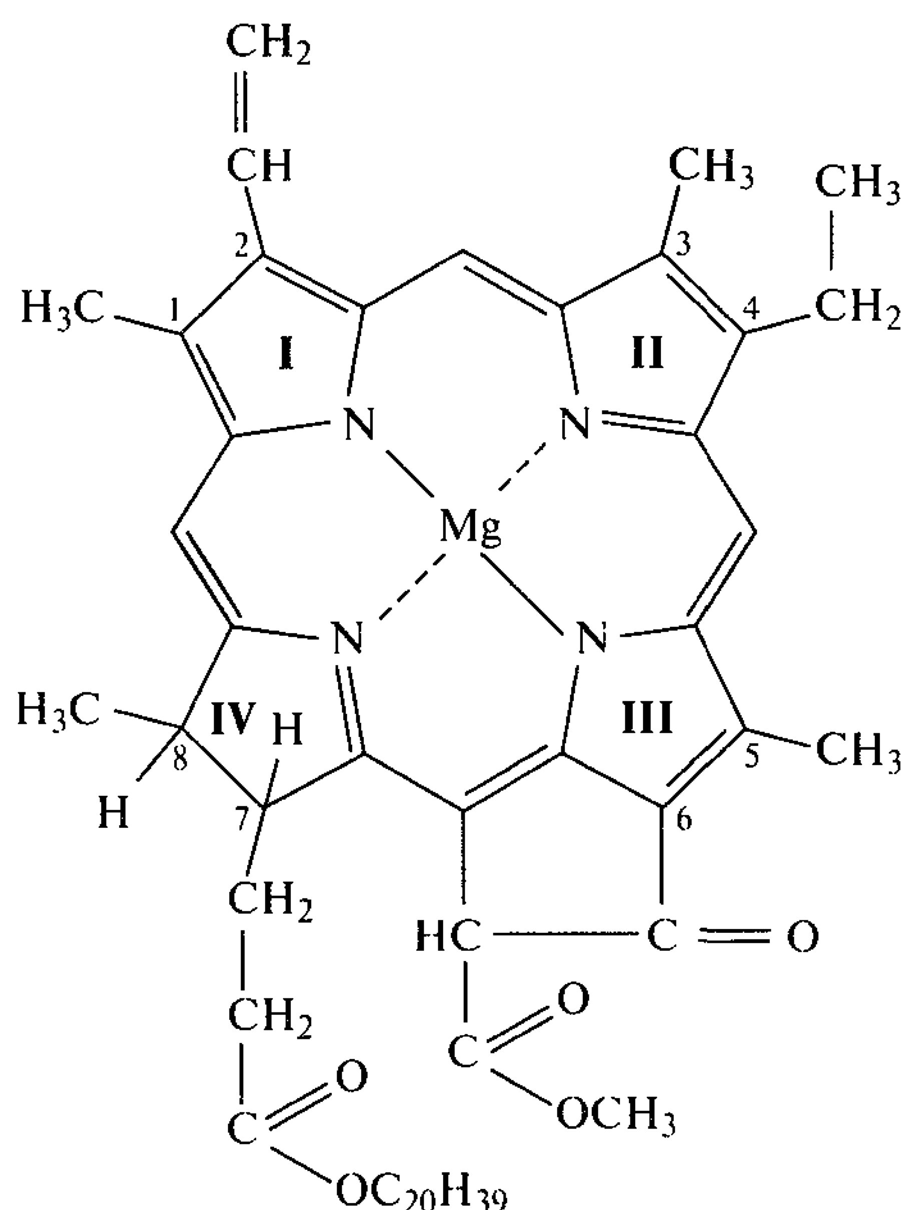


Рис. 27. Структура хлорофиллов

Хл. *a* — на рисунке;
хл. *b*: II-3 = CHO;
хл. *d*: I-2 = CHO;
хл. c_1: IV-7 = CH = CHCOOH; двойная связь при IV-7, 8;
хл. c_2: IV-7 = CH = CHCOOH; двойная связь при IV-7, 8; II-4 = CH = CH_2

рофилл *a*, хлорофиллы *b* и *c* встречаются у прохлорофитов, хлорофилл *d* обнаружен только у *Acaryochloris marina*.

Различают главные хлорофиллы, которые вместе с β-каротином входят в состав реакционных центров, и вспомогательные, которые входят в светособирающие антенны. Главным хлорофиллом у всех фотосинтезирующих водорослей является хлорофилл *a*. Исключением является *Acaryochloris marina*, у которого в состав реакционного центра входит хлорофилл *d*. В состав антенных систем входят хлорофиллы *b* и *c*. Хлорофилл *c* участвует в передаче энергии от каротиноидов к хлорофиллу *a* в антенных комплексах.

Каротиноиды выполняют роль светособирающих пигментов, фотозащитную функцию, стабилизируют липидную фракцию мембран. Различают две основные группы каротиноидов — каротины и ксантофиллы (рис. 28). *Каро-*



Рис. 28. Структура фукоксантина и β-каротина

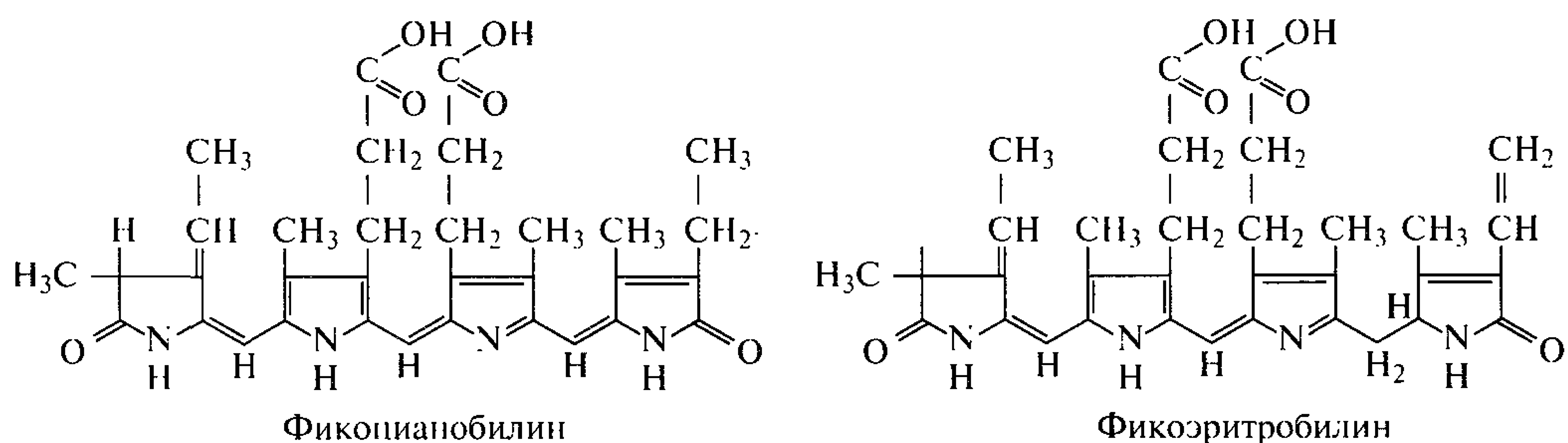


Рис. 29. Строение фикобилинов

тины хорошо растворяются в петролейном эфире и слабо в спирте. У водорослей встречаются α- и β-каротины. *Ксантофиллы* представляют собой кислородсодержащие производные каротинов. Они хорошо растворяются в спирте и плохо в петролейном эфире. Наряду с универсальным ксантофиллом зеаксантином существуют ксантофиллы, характерные для отдельных групп водорослей. Так, большинство охрофитовых содержат фукоксантин, динофитовые — перидинин, цианобактерии — эхиненон и миксоксантофилл.

Фикобилипротеины являются компонентами светособирающих антенн у синезеленых, глаукоцистофитовых, красных и криптофитовых водорослей. Они представляют собой белки, ковалентно соединенные с одной или несколькими фикобилиновыми группами. Фикобилины, как и хлорофиллы, относятся к тетрапирролам, которые, в отличие от хлорофиллов, не замкнуты в кольцо, а расположены линейно (рис. 29). К фикобилипротеинам относятся фикоэритрины (B-фикоэритрин, C-фикоэритрин, R-фикоэритрин, b-фикоэритрин и crypto-фикоэритрины), фикоэритроцианин, фикоцианины (C-фикоцианин, R-фикоцианин и crypto-фикоцианины) и аллофикоцианины.

У глаукоцистофитовых, красных и синезеленых водорослей фикобилиновые пигменты собраны в *фикобилисомах*, которые расположены на тилакоидных мембранах. Фикобилисомы имеют полудисковидную или полусферическую форму. Ближе всего к мембране тилакоида расположены аллофикоцианины, затем фикоцианины и по периферии — фикоэритрины и фикоцианоэритрин (рис. 30). Транспорт энергии в фикобилисомах идет в одном направлении — от фикоэритрина (если он присутствует) к фикоцианину, далее к

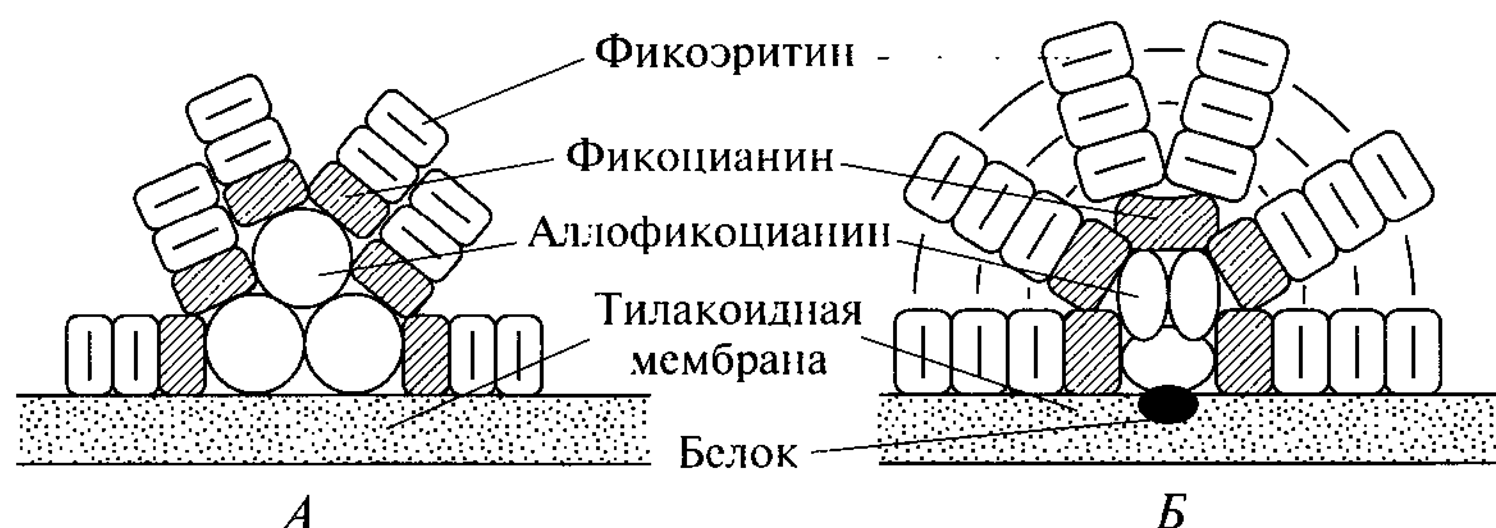


Рис. 30. Строение фикобилисом (G. R. South, A. Whittick, 1987):
А — полудисковидный тип; *Б* — полусферический тип

аллофикоцианину и хлорофиллу *a*. Помимо пигментов в фикобилисомы входят связующие белки, отвечающие за агрегацию фикобилиновых пигментов и организацию фикобилисом.

Стандартные фикобилисомы отсутствуют у криптофитовых и тех представителей прохлорофитовых, у которых имеются фикобилипротеины.

У криптофитовых фикобилипротеины находятся во внутритилакоидном пространстве.

Соотношение фикобилиновых пигментов у разных видов зависит от условий обитания. Большинство красных водорослей встречаются в морях на большой глубине, куда проникает лишь коротковолновая часть светового спектра, поэтому у них преобладают фикоэритрины, обусловливающие их окраску. В красный цвет окрашены также цианобактерии, встречающиеся на глубине в морях. В то же время у цианобактерий, обитающих в пресных водоемах и в планктоне или на небольших глубинах в морях, а также у пресноводных багрянок преобладают синие пигменты — фикоцианины и аллофикоцианины.

Сведения о распределении некоторых пигментов в разных группах водорослей приведены в табл. 1.

Таблица 1

Распределение некоторых пигментов в разных группах водорослей

Отдел	Хлорофиллы				Каротиноиды					Фикобилипротеины		
	a	*b*	*c*	*d*	β-каротин	зеаксантин	фукоксантин	диатоксантин	перидинин	фикоэритрины	фикоцианины	аллофикоцианины
Синезеленые (включая прохлорофитовые)	+	±[1]	±[2]	±[3]	+	+				+	+	+
Глаукоцистофиты	+				+	+					+	+
Красные	+				+	+				+	+	+
Криптофиты	+		+		±	+				+	+	
Динофиты	+	±[4]	+		+		±[5]	+	+			
Примнезиофиты	+		+		+		+					
Охрофиты	+		+[6]		+	+	+[7]	+				
Эвгленовые	+	+			+	±		±				
Хлорарахниофиты[8]	+	+			+							
Зеленые	+	+	±[9]		+	+						

Примечание. «+» — пигмент присутствует; «±» — пигмент встречается редко или в следовых количествах; 1 — только у прохлорофитов; 2 — только у некоторых прохлорофитов; 3 — только у *Acaryochloris marina*; 4 — только у тех, у которых хлоропласт — эндосимбиотическая зеленая водоросль; 5 — только у тех, у которых хлоропласт — эндосимбиотическая охрофитовая водоросль; 6 — отсутствует у эвстигматофициевых; 7 — отсутствует у трибофициевых и эвстигматофициевых; 8 — состав каротиноидов плохо изучен; 9 — только у некоторых празинофициевых.

Запасные продукты

Морфологически скопления полисахаридов у водорослей имеют вид зерен и у большинства откладываются вне хлоропласта. Только у зеленых водорослей, как у высших растений, крахмал запасается внутри хлоропласта. Уникальное место откладывания крахмала у криптомонад — в перипластидном пространстве.

Запасные полисахариды водорослей можно разделить на две группы по типу связывания сахаров в полимерных цепях. Это α-1,4-глюканы (крахмал, багрянковый крахмал, цианофициновый крахмал) и β-1,3-глюканы (хризоламинарин и парамилон) (рис. 31). Парамилон образуют эвгленовые водоросли и представители рода *Pavlova* из гаптофитовых; возможно, он является запасным продуктом у хлорарахниофитовых. Ламинарин встречается у охрофитовых и гаптофитовых.

Альфа-глюканы обнаружены у глаукоцистофитовых, динофитовых, криптомонад, зеленых, красных и синезеленых водорослей. Альфа-глюканы (*цианофициновый крахмал*) цианобактерий представляют собой высокоразветвленные полисахариды. Максимумы поглощения их йодных комплексов находятся в области поглощения гликогена, что свидетельствует об их подобии. В живом мире гликоген — эволюционно наиболее древний резервный глюкан, характеризуется высокой степенью ветвления.

Резервным полисахаридом красных водорослей является *багрянковый крахмал*. Степень ветвления глюканов исследованных макрофитных красных водорослей ниже, чем у гликогена, и напоминает таковую у амилопектина. В то же время запасные полисахариды у микроскопической красной водоросли *Porphyridium* имеют большую степень ветвления и более близки к запасным продуктам синезеленых водорослей.

Крахмал криптомонад, как и у красных водорослей, содержит больше амилопектина (разветвленные молекулы с α-1,4- и α-1,6-связями), чем амилозы (линейные цепочки с α-1,4-связями). Структура крахмала у динофитовых не известна.

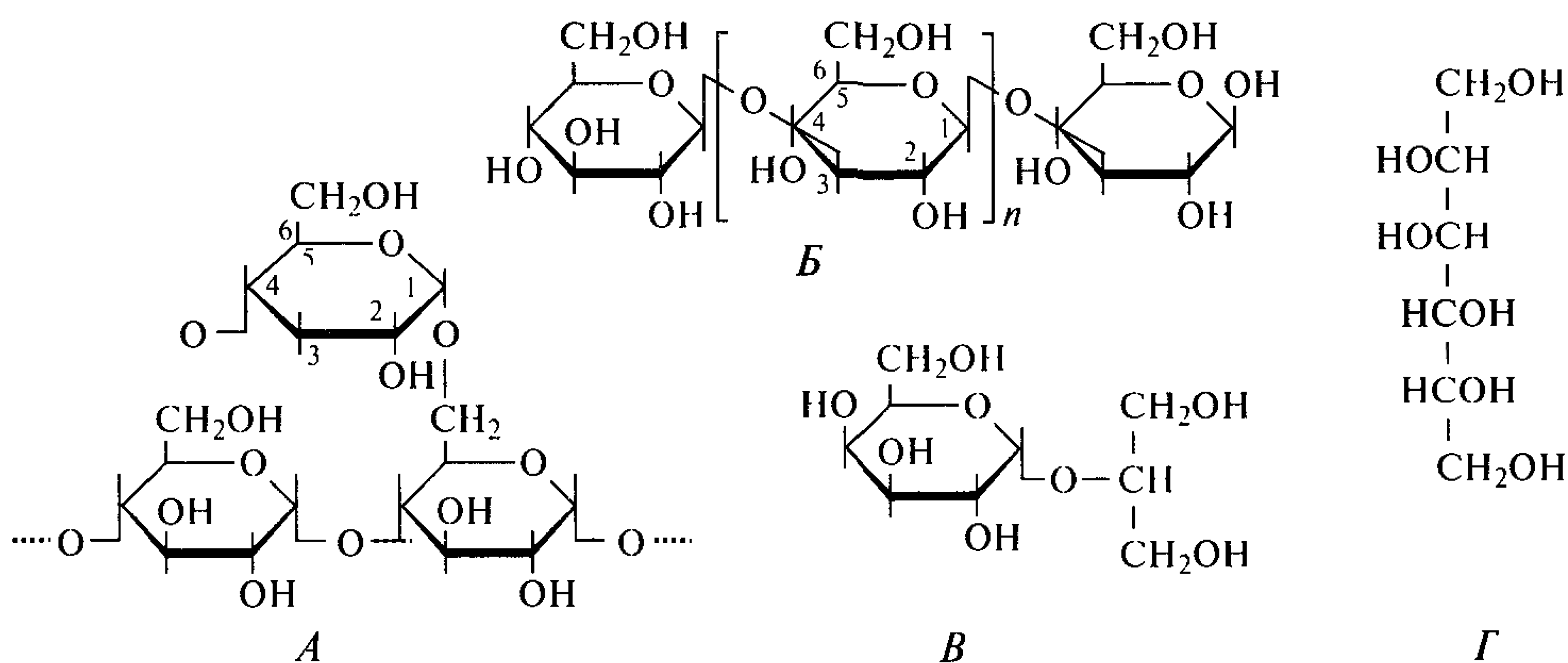


Рис. 31. Структура запасных веществ:
А — багрянковый крахмал; *Б* — ламинарин; *В* — флоридозид; *Г* — маннит

Крахмал зеленых водорослей близок крахмалу зеленых растений и содержит амилозу и амилопектин. Однако он не идентичен крахмалу последних, так как отличается меньшей молекулярной массой амилозы и амилопектина и меньшим размером гранул.

Липиды встречаются в клетках многих водорослей в виде капель разного размера. Их количество связано с возрастом и функциональным состоянием клетки.

У многих водорослей в цитоплазме имеются сферические плотные структуры, которые содержат полифосфаты.

Соединения азота у цианобактерий запасаются в виде цианофициновых гранул, состоящих из аминокислот аргинина и аспарагина.

Ядро и митотический аппарат

Ядра клеток большинства водорослей имеют типичную для эукариот структуру. Их количество может быть от одного до многих на клетку. У одних водорослей клетки многоядерные, как у видов с сифонокладальным и сифональным типами дифференциации таллома, у других многоядерность наступает при старении клеток.

Снаружи ядра покрыты оболочкой, состоящей из двух мембран, причем наружная мембрана покрыта рибосомами. Пространство между ядерными мембранами называется *перинуклеарным*. В нем могут находиться хлоропласты или лейкопласты, как у охрофитовых, примнезиофитовых и криптофитовых. У пединеллофициевых на наружной ядерной мембране имеются участки, которые функционируют как центры организации микротрубочек (ЦОМТ) аксонем. К наружней ядерной мембране могут примыкать дополнительные слои. Например, у рафидофициевых она усилена снаружи фибриллярным материалом.

Обязательным компонентом ядра является хроматин, представляющий ДНК в комплексе с основными белками. Исключением являются динофитовые, у которых очень мало гистонов и отсутствует нуклеосомная организация хроматина. Их ДНК особым образом укладывается в хромосомах: кольцевые хроматиновые нити в хромосомах уложены в виде восьмерок (см. рис. 296, т. 2).

В ядре может быть от одного до нескольких ядрышек; они могут исчезать или сохраняться во время митоза.

Митоз, или *непрямое деление* водорослей, может протекать по-разному. В зависимости от поведения ядерной оболочки различают закрытый, полузакрытый и открытый митозы (рис. 32, 33). При *закрытом* митозе расхождение хромосом происходит без нарушения ядерной оболочки. При *полузакрытом* митозе ядерная оболочка сохраняется в течение всего митоза, за исключением полярных зон. При *открытом* митозе ядерная оболочка исчезает в профазе. В зависимости от формы веретена деления выделяют плевромитоз и ортомитоз. При *плевромитозе*, как правило, в метафазе не образуется экваториальная пластинка и веретено представлено двумя полуверетенами, расположенными под углом друг к другу вне или внутри ядра. При *ортомитозе* в метафазе хромосомы становятся по экватору двухполюсного веретена. В зависимости от комбинации указанных свойств у водорослей встречаются следующие *типы митоза*:

		Плевромитоз	Ортомитоз
Закрытый	вне-ядерный		—
	внутри-ядерный		
Полу-закрытый			
Открытый		—	

Рис. 32. Обобщенная схема основных типов митозов у водорослей (С. А. Карпов, 2001; I. B. Raikov, 1994).

Линии внутри или вне ядра — микротрубочки веретена деления. Центрами организации микротрубочек митотического веретена при полузакрытом ортомитозе могут быть как кинетосомы, так и иные структуры

— открытый ортомитоз встречается у харовых, золотистых, примнезиофитовых, криптофитовых; ЦОМТами служат кинетосомы, ризопласты;

— полузакрытый ортомитоз встречается среди зеленых, примнезиофитовых, красных, бурых водорослей и др.; ЦОМТами митотического веретена могут служить кинетосомы, центриоли, ризопласты или аморфные образования;

— закрытый ортомитоз встречается у эвгленовых;

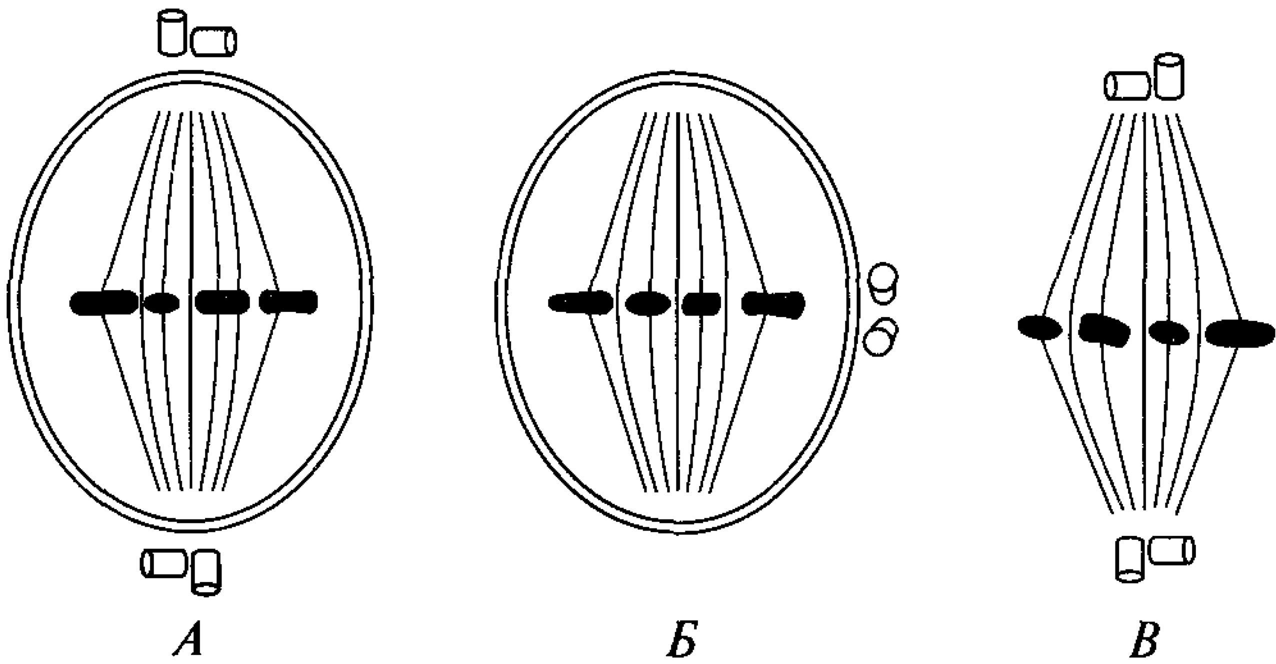


Рис. 33. Диаграмма сравнения (*А*) закрытого, (*Б*) метацентрического и (*В*) открытого митозов (L. E. Graham, L. W. Wilcox, 2000)

— закрытый плевромитоз бывает внутриядерным (весь аппарат деления внутри ядра) и внеядерным (внутри ядра находятся только хромосомы); первый встречается у некоторых празинофициевых, а второй у динофитовых.

Необычную форму полузакрытого митоза имеют требуксиевые зеленые водоросли — *метацентрический митоз*. При нем центриоли во время метафазы расположены в области метафазной пластинки, а не на полюсах веретена (рис. 33, *Б*).

Цитокинез

Цитокинез — деление цитоплазмы клетки путем образования борозды деления или клеточной пластинки по экватору клетки между дочерними ядрами. Борозда деления начинается от внутреннего слоя клеточной оболочки и охватывает кольцом всю клетку (*Pyramimonas*) (рис. 34, *В*). При таком впячивании диктиосомные везикулы могут сливаться с плазмалеммой, образуя новую поперечную перегородку (*Ulothrix*).

Существуют вариации цитокинеза у водорослей, связанные с наличием или отсутствием фикопласта, фрагмопласта, либо обеих структур. *Фикопласт* — группа микротрубочек, расположенных параллельно образующейся перегородке. Клетки, формирующие фикопласт, могут делиться либо путем перешнуровывания (*Chlamydomonas*) (рис. 34, *А*), либо образуя клеточную пластинку (*Fritschiella*) (рис. 34, *Б*). Диктиосомные везикулы сливаются между фикопластными микротрубочками, формируя новую поперечную перегородку. Считается, что микротрубочки фикопласта помогают разделить дочерние ядра, которые в результате коллапсирования веретена деления расположены очень близко в области поперечной перегородки. Своеобразное деление цитоплазмы с формированием фикопласта наблюдается у *Uronema*: в клеточной пластинке образуются плазмодесмы.

При делении клетки с помощью *фрагмопласта* группы микротрубочек ориентированы перпендикулярно к образующейся перегородке. Между межполюсными микротрубочками на месте образования перегородки располагаются везикулы, формирующиеся диктиосомами и содержащие компоненты новой

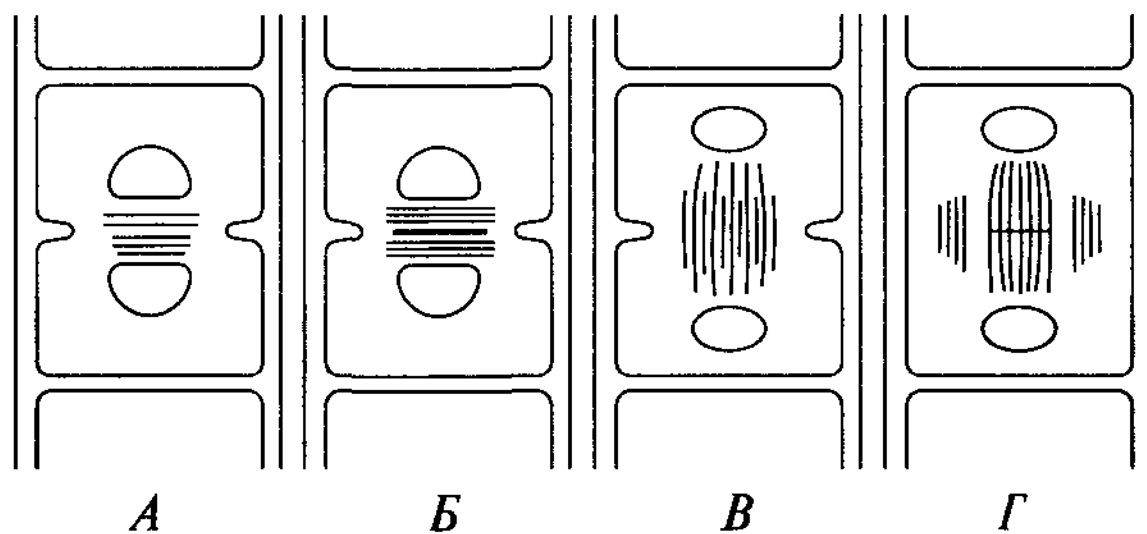


Рис. 34. Цитокинез у водорослей (С. П. Вассер и др., 1989):

А—*Б* — интерзональное веретено отсутствует, ядра тесно сближены: *В*—*Г* — интерзональное веретено сохраняется, ядра удалены друг от друга (*А* — образование кольцевой борозды деления и фикопласта, *Б* — образование клеточной пластинки с участием фикопласта; *В* — образование кольцевой борозды деления; *Г* — образование клеточной пластинки с участием фрагмопласта)

клеточной стенки. Везикулы сливаются, выделяя свое содержимое. Из него и формируется новая поперечная перегородка, растущая центробежно (*Coleochaete*) (рис. 34, *Г*). Плазмодесмы формируются в тех местах, где перегородку пересекали микротрубочки. Такой способ деления характерен для представителей порядков харовые и колеохетовые. Примитивный фрагмопласт обнаружен у ряда конъюгат, но в их перегородках отсутствуют плазмодесмы.

ТИПЫ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ТАЛЛОМА ВОДОРОСЛЕЙ

Большое разнообразие внешней формы водорослей связано с несколькими типами морфологической дифференциации таллома, встречающимися в разных систематических группах. Следует, однако, помнить, что между отдельными типами дифференциации таллома существуют переходы и провести четкую границу между ними часто невозможно.

Монадный (жгутиковый) тип (рис. 35, *А*) характерен для одноклеточных и колониальных представителей, способных в вегетативном состоянии активно передвигаться с помощью жгутиков. Своеобразными органеллами, свойственными монадным клеткам, являются сократительные вакуоли (у пресноводных представителей) и глазок. У многих монадных представителей имеются центриоли, иногда пищеварительные вакуоли и глоточный аппарат, эджективные органеллы. Клетки многих монадных представителей лишены вакуоли с клеточным соком и клеточной стенки, их покровы разнообразны и несвойственны растительным клеткам. Монадный тип дифференциации таллома широко распространен у водорослей, он не встречается только у хлорарахниофитовых, красных и синезеленых водорослей.

Амебоидный (ризоподиальный) тип дифференциации (рис. 35, *Б*) встречается у одноклеточных и колониальных представителей, у которых отсутствует жесткая клеточная стенка и которые способны к метаболическим изменениям формы тела и амебоидному движению. Этот тип дифференциации таллома не так широко распространен у водорослей, как монадный. Он встречается только у хлорарахниофитов, динофитовых и охрофитовых.

Гемимонадный (пальмеллоидный, капсальный, трансгрессивный) тип (рис. 35, *В*) характеризуется сочетанием неподвижного образа жизни с наличием клеточных органелл, свойственных монадным клеткам (сократительные вакуоли, стигма, жгутики или их производные) одноклеточных или колониальных представителей. Этот тип дифференциации встречается у зеленых, охрофитовых, глаукоцистофитовых водорослей.

Коккоидный тип (рис. 35, *Г*) встречается у одноклеточных и колониальных представителей, неподвижных в вегетативном состоянии (за исключением десмидиевых и диатомовых), у которых отсутствуют жгутики и клетки всегда окружены клеточной стенкой. Коккоидный тип дифференциации таллома широко распространен у водорослей. Он отсутствует у эвгленовых, примнезиофитовых, криптофитовых.

Сарциноидный тип (рис. 35, *Д*) встречается у одноклеточных и колониальных представителей, которые в отличие от коккоидных способны делиться в

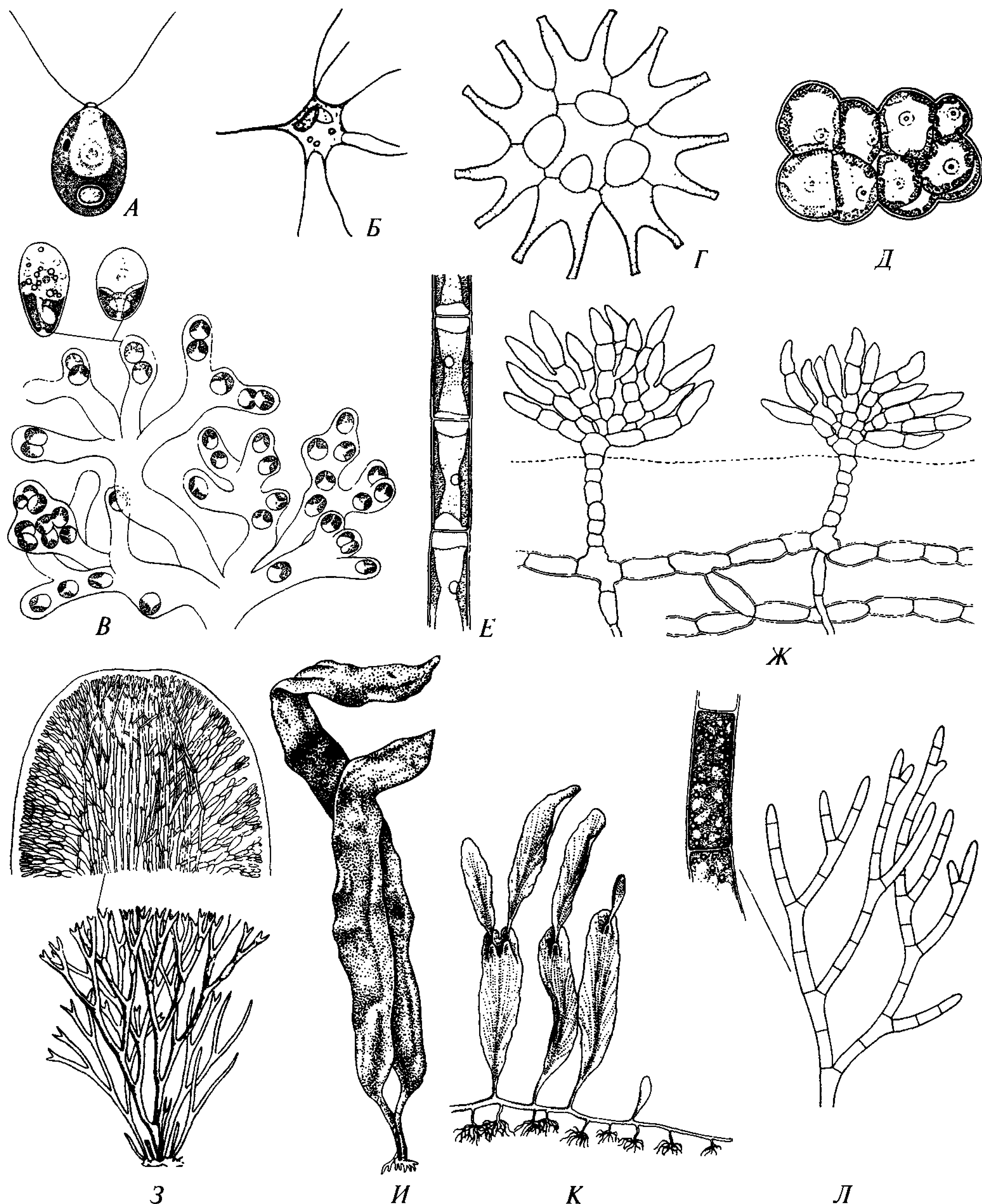


Рис. 35. Типы морфологической дифференциации таллома у водорослей:

А — монадный у *Chlamydomonas*; *Б* — амебоидный у *Rhizochrysis*; *В* — гемимонадный у *Hydrurus*; *Г* — коккоидный у *Pediastrum*; *Д* — сарциноидный у *Chlorosarcina*; *Е* — нитчатый у *Ulothrix*; *Ж* — разнонитчатый у *Fritschiella*; *З* — ложнотканевый у *Furcellaria*; *И* — тканевый у *Laminaria*; *К* — сифональный у *Caulerpa*; *Л* — сифонокладальный у *Cladophora*

трех взаимно-перпендикулярных плоскостях с образованием пакетовидных, тетраэдрических или других, но не нитчатых форм скоплений клеток. Сарциноидные водоросли занимают промежуточное положение между одноклеточными коккоидными и многоклеточными паренхиматозными водорослями.

Сарциноидный тип дифференциации таллома встречается только у зеленых водорослей и, возможно, у трибофициевых из охрофитов. Насколько этот тип представлен в других отделах водорослей, пока не ясно.

Нитчатый* (*трихальный*) *тип (рис. 35, *Е*) характеризуется расположением клеток в один или несколько рядов, образующихся в результате вегетативного деления клеток преимущественно в одной плоскости. Нити могут быть простыми или ветвящимися. Нитчатый тип дифференциации таллома широко представлен у охрофитовых, зеленых, красных и синезеленых водорослей.

Разнонитчатый* (*гетеротрихальный*) *тип (рис. 35, *Ж*) характеризуется морфологической дифференциацией различных участков разветвленного нитчатого слоевища в связи с приспособлением их к выполнению различных функций: опорной, прикрепительной, ассимиляторной и др. Такая дифференциация таллома встречается у охрофитовых, зеленых и красных водорослей.

Ложнотканевый* (*псевдопаренхиматозный*) *тип (рис. 35, *З*) характеризуется образованием крупных объемистых слоевищ в результате срастания нитей. Представлен у охрофитовых, красных и, возможно, у зеленых водорослей.

Тканевый* (*паренхиматозный*) *тип (рис. 35, *И*) образуется за счет того, что клетки способны делиться в трех взаимно-перпендикулярных направлениях, образуя объемные слоевища с тканями, выполняющими различные функции. Этот тип наиболее характерен для охрофитов, в частности для бурых водорослей. Он отмечен также у некоторых представителей зеленых и красных водорослей.

Сифональный тип (рис. 35, *К*) характеризуется отсутствием внутри слоевища клеточных перегородок при наличии большого количества клеточных органелл (ядер, хлоропластов, митохондрий и др.). Слоевище обычно достигает определенной степени дифференцировки и макроскопических размеров. Перегородки в таких слоевищах появляются при повреждении таллома и отделении органов размножения. Сифональный тип представлен только у охрофитовых (в частности, у трибофициевых) и зеленых водорослей.

Сифонокладальный тип (рис. 35, *Л*) отличается способностью к образованию из первичного сифонального таллома в результате разобщенных процессов карио- и цитокинеза сложноустроенных слоевищ, состоящих из первично многоядерных сегментов. Этот тип дифференциации таллома известен только у зеленых водорослей.

Размножение и жизненные циклы водорослей

У водорослей встречается *вегетативное*, *бесполое* и *половое* размножение.

Вегетативное размножение. При вегетативном размножении части таллома отделяются без каких-либо заметных изменений в протопластах. Так, у некоторых одноклеточных водорослей оно происходит путем деления клетки пополам (например, *Euglena*), у некоторых колониальных представителей — участками колоний (например, *Synura*), у нитчатых — фрагментами нитей (например, *Spirogyra*). У бурых водорослей из порядка сфацеляриевые существуют специализированные выводковые веточки. У представителей порядка харовые для вегетативного размножения служат клубеньки, находящиеся на ризоидах.

Бесполое размножение. У водорослей бесполое размножение осуществляется с помощью подвижных *зооспор* и неподвижных *апланоспор*. Спорообразование обычно сопровождается делением протопласта на части и выходом продуктов деления из оболочки материнской клетки. Клетки, в которых формируются споры бесполого размножения, называются *спорангиями*, а особь, на которой формируются спорангии, — *спорофитом*. В ряде случаев подвижные и неподвижные споры бесполого размножения имеют особые названия. Например, апланоспоры, одевающиеся оболочкой и приобретающие форму материнской клетки, находясь внутри нее, называются *автоспорами*, а апланоспоры с утолщенной оболочкой, которые длительное время находятся в состоянии покоя, называются *гипноспорами*. Зооспоры, утратившие жгутики, но сохранившие глазок и сократительные вакуоли, называются *гемизооспорами*.

Половое размножение. При половом размножении в результате попарного слияния гаплоидных клеток образуется диплоидная зигота. Половой процесс у водорослей может происходить с участием или без участия гамет. С участием гамет осуществляются: *изогамия* — слияние одинаковых по размеру и форме подвижных гамет; *гетерогамия* — слияние подвижных гамет одинаковой формы, но разного размера; *оогамия* — слияние крупной неподвижной женской гаметы *яйцеклетки* с мелким подвижным *сперматозоидом*. Клетки, в которых формируются гаметы, называются *гаметангиями*, а особь, на которой они образуются, — *гаметофитом*. Клетку, в которой формируются сперматозоиды, называют *антеридием*, а клетку, содержащую яйцеклетку (одну или несколько), — *оогонием*.

Без образования гамет у водорослей осуществляются: *хологамия* (*гологамия*) — слияние двух подвижных одноклеточных особей; *конъюгация* — слияние протопластов двух гаплоидных безжгутиковых вегетативных клеток с образованием диплоидной зиготы.

Гаметофиты и спорофиты в жизненном цикле у водорослей могут внешне не различаться (*изоморфная смена* форм развития) или, напротив, иметь хорошо выраженные морфологические различия (*гетероморфная смена* форм развития).

У *однодомных* (обоеполых) видов мужские и женские гаметы развиваются на одной особи, у *двудомных* (раздельнополых) на разных.

Жизненный цикл. Жизненный цикл у одних водорослей включает типичный половой процесс, у других водорослей жизненные циклы без полового процесса. Отсутствие типичного полового процесса наблюдается, например, у цианобактерий и глаукоцистофитовых, а также у подавляющего большинства эвгленовых и криптомонад.

Жизненные циклы с участием полового процесса (рис. 36) сложны и разнообразны, что связано в первую очередь с соотношением диплоидной и гаплоидной стадий онтогенеза. При *гаплонтном* (*гаплофазном*) *жизненном цикле с зиготической редукцией* прорастание зиготы сопровождается редукционным делением и развивающаяся водоросль оказывается гаплоидной. Диплоидная стадия представлена только зиготой. Такой жизненный цикл наблюдается у многих зеленых и золотистых водорослей.

Бóльшая часть *диплонтного* (*диплофазного*) *цикла* проходит в диплоидном состоянии, а гаплоидная стадия представлена лишь гаметами, образованию которых предшествует редукционное деление — *гаметическая редукция*. Такой

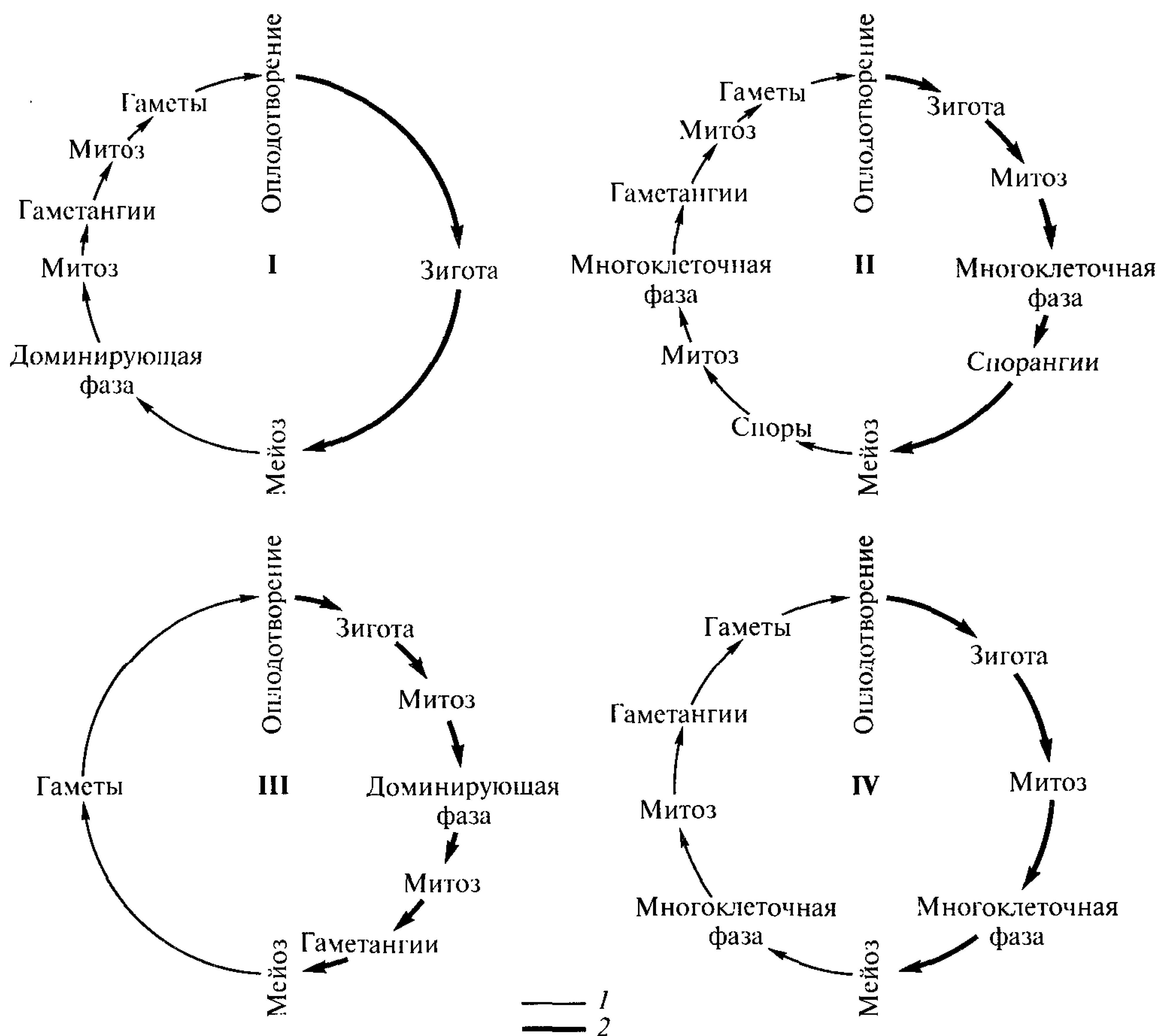


Рис. 36. Жизненные циклы водорослей с половым размножением (G. R. South, A. Whittick, 1987):

I — гаплобионтный с зиготической редукцией; II — гаплодиплобионтный со спорической редукцией; III — диплобионтный с гаметической редукцией; IV – гаплодиплобионтный с соматической редукцией. Доминирующая фаза в случаях I и III бывает многоклеточной: если она одноклеточная, то наиболее долговременна и способна к митотическому воспроизведению; *1* — гаплоидная фаза; *2* — диплоидная фаза

жизненный цикл с гаметической редукцией известен у диатомовых, фукусовых, некоторых зеленых водорослей, среди трибофициевых — у *Vaucheria.*

Если редукционное деление происходит в спорангиях перед образованием спор бесполого размножения (спорическая редукция), то имеет место *чередование поколений* — диплоидного спорофита и гаплоидного гаметофита. Этот тип жизненного цикла называют *гаплодиплонтным* (*гаплодиплофазным*) *со спорической редукцией.* Он характерен для некоторых зеленых водорослей, многих порядков бурых водорослей и большинства красных (несколько усложненный).

Наконец, у немногих водорослей мейоз происходит в вегетативных клетках диплоидного таллома (соматическая редукция), из которых затем развиваются гаплоидные талломы. Такой тип *жизненного цикла с соматической редукцией* известен для батрахоспермовых из красных и празиоловых из зеленых водорослей.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ВОДОРОСЛЕЙ

Водоросли широко распространены по всему земному шару и встречаются практически во всех природно-климатических зонах. Этому способствуют их неприхотливость и приспособленность к разнообразным внешним условиям. Водоросли можно найти в воде и на суше, в снегу, льдах и горячих источниках, на глубине океанов и высоко в горах. В их распространении участвуют морские течения и реки, рыбы, птицы и другие животные. Вместе с пылью и илом водоросли разносятся ветром, даже суда часто способствуют освоению ими новых местообитаний. На распространение водорослей влияет ряд факторов, ведущими из которых являются свет, вода, температура, источники углерода, минеральных и органических веществ.

Водоросли водных местообитаний

Известны разнообразные группы этих организмов: планктонные, бентосные, водоросли горячих источников, водоросли снега и льда, водоросли соленых водоемов.

Фитопланктон. К этой группе организмов относят совокупность свободно плавающих и парящих в толще воды мелких водорослей. Они создают первичное органическое вещество, за счет которого существует все живое в водоеме. Подсчитано, что морской фитопланктон в год дает около $40 \cdot 10^{15}$ г фиксированного углерода. Видовой состав и численность фитопланктона зависят от солености воды, температуры, освещенности, содержания питательных веществ. Морской фитопланктон состоит в основном из диатомей и динофлагеллат, причем диатомовые водоросли преобладают в полярных и приполярных морских водах, а динофлагеллаты — в тропических. Обильны в морском фитопланктоне также примнезиофиты и диктиохофициевые.

В пресноводном планктоне в отличие от морского наблюдается огромное разнообразие зеленых и синезеленых водорослей. Видовое разнообразие диатомовых ниже, чем в морях, хотя их продуктивность на единицу поверхности воды сопоставима; качественный и количественный состав динофлагеллат значительно уступает морскому планктону.

Планктонные водоросли имеют ряд приспособлений для обитания во взвешенном состоянии. Одни снабжены разнообразными выростами, такими как щетинки, шипы, перепонки и др. Другие формируют полые или плоские колонии, третьи выделяют слизь, четвертые накапливают в теле вещества, например, такие, как жиры, которые повышают плавучесть клетки. В клетках синезеленых водорослей имеются специальные приспособления для регуляции плавучести — газовые вакуоли. Еще одним из приспособлений к существованию во взвешенном состоянии в воде являются мелкие размеры тела планктонных водорослей — от нескольких тысячных долей миллиметра и выше, но не превышающие нескольких миллиметров. В зависимости от размеров организмов выделяют *пикопланктон*, *нанопланктон*, *микропланктон* и *мезопланктон*. Пикопланктонные организмы имеют размеры от 0,2 до 2 мкм в диаметре,

среди них встречаются цианобактерии (например, *Prochlorococcus* и *Synechococcus*) и некоторые эукариотные водоросли из охрофитов, зеленых, гаптофитов; нанопланктонные имеют размеры от 2 до 20 мкм, микропланктонные — от 20 до 200 мкм, мезопланктонные — от 0,2 до 2 мм.

В 1 см^3 воды может содержаться от 1 до 40 000 000 клеток планктонных водорослей. Если подсчитать количество клеток в 1 м^3 воды при условии, что в 1 см^3 содержатся только 3 особи, то эта цифра составит 3 млн особей. При наступлении благоприятных внешних условий для развития одного или двух-трех планктонных форм и неблагоприятных для всех остальных эти немногие формы начинают интенсивно размножаться и вытеснять всех остальных представителей фитопланктона. Это явление называется цветением воды. Оно сопровождается окрашиванием воды в цвет, зависящий от окраски водорослей, вызывающих цветение. Цветение воды давно было знакомо человеку: о нем сообщал еще Плиний в 77 г. н.э.

Наибольшее количество форм, которые могут вызывать цветение воды в пресных водоемах, дают синезеленые водоросли, окрашивая воду в сине-зеленый или грязно-зеленый цвет и придавая ей запах тины. Зеленое цветение воды в канавах, лужах и ямах чаще всего вызывается эвгленовыми или зелеными водорослями. В более крупных водоемах зеленое цветение обычно вызывает *Volvox*. Причиной красноватого цветения в небольших прудах бывает *Euglena*. В холодное время года (ранней весной и поздней осенью) цветение вызывают золотистые водоросли, окрашивая воду в золотисто-желтый или желтовато-коричневый цвет, при этом вода приобретает запах рыбьего жира. Интенсивное размножение диатомовых водорослей и динофлагеллат окрашивает воду в коричневый или буроватый цвет.

В морях и океанах цветение воды вызывают главным образом диатомеи, динофлагеллаты и синезеленые водоросли. В арктических морях отмечают весенне-летнее цветение, вызванное массовым развитием диатомей. В морях Северного полушария, таких, как Балтийское, Черное, Азовское, летнее цветение вызывают синезеленые водоросли, а весеннее и осеннее — диатомовые. Для морей тропических и субтропических широт наиболее характерны «красные приливы», вызванные интенсивным развитием динофитов.

Бентосные водоросли. К этой группе относят совокупность организмов, приспособленных к существованию на дне водоемов или на разнообразных предметах, находящихся в воде. Бентосные водоросли могут быть прикрепленными и неприкрепленными. На распределение бентосных форм главным образом влияет свет, но степень его использования зависит, в свою очередь, от температуры воды, содержания биогенных веществ, источников углерода, движения воды. Численность бентосных видов регулируется также растительноядными водными животными. Среди бентосных форм встречаются микроскопические и крупные формы (макрофиты), достигающие нескольких десятков метров.

Пресноводные водоросли в подавляющем большинстве мелкие, только харовые могут достигать больших размеров, не уступая высшим водным растениям. Из-за малой прозрачности воды бентосные водоросли могут проникать на глубину лишь нескольких метров, и только в озерах, отличающихся исключительно прозрачной водой, они заходят дальше. Так, в озере Байкал бентосные водоросли встречаются до глубины 70 м. Преобладающими бентос-

ными водорослями пресных вод являются диатомовые, зеленые, синезеленые и желтозеленые.

В морских водах в бентосе преобладают бурые, красные, иногда зеленые прикрепленные макрофиты. На них селятся мелкие диатомовые, синезеленые и другие водоросли. Рекордная глубина, на которой встречаются только прикрепленные красные водоросли из кораллиновых, — это 268 м у Багамских островов.

В зависимости от глубины в морях и океанах различают три зоны: супралитораль (литоральная кайма), литораль и сублитораль. *Супралитораль* — довольно узкая полоса морского побережья, расположенная выше уреза воды и орошаемая брызгами прибоя. Она бедна водорослями. Здесь встречаются в основном микроскопические водоросли, способные выдерживать большие колебания влажности и солености. В северных морях России в этой зоне можно встретить бурую водоросль *Pelvetia*.

Литораль занимает пространство между крайними уровнями прилива и отлива. Водоросли этой зоны один или два раза в сутки остаются на воздухе, поэтому ее называют также *осушной зоной*. В зависимости от уклона дна и высоты приливов ее ширина бывает от нескольких метров до нескольких километров. В закрытых морях (Черное, Азовское и др.), где нет приливов и отливов, литоральная зона не развивается. В пределах литорального пояса выделяют в зависимости от уреза воды еще более узкие зоны: верхнюю, среднюю и нижнюю литораль. В северных морях России эту зону обычно населяют бурые водоросли из порядка фукусовых. На крупных водорослях и между ними поселяются более мелкие формы бурых водорослей, а также красные (*Porphyra*, *Palmaria*, *Polysiophonia* и др.) и зеленые (виды *Cladophora*, *Enteromorpha*, *Ulvaria*, *Ulva*). В Японском море в литорали встречаются *Ulva*, *Ulvaria*, *Nemalion*, *Corallina*. Последняя может образовывать сплошной ковер, на котором растут различные багрянки. В более защищенных местах растут *Fucus* и *Pelvetia*.

Сублиторальная зона простирается от линии отлива до нижней границы произрастания водорослей, причем в северных морях она тянется до глубины 40—50 м, а в тропических и субтропических может простираться до глубины 200 м. В этом поясе выделяют две зоны — верхнюю и нижнюю сублиторали. В *верхней* сублиторали макрофиты образуют густые заросли. В северных морях для этой зоны характерно массовое развитие ламинариевых водорослей. На них поселяется масса эпифитов, главным образом из красных водорослей. Многие красные водоросли встречаются и непосредственно на грунте. Для *нижней* супралиторали в этих морях характерны виды *Lithothamnion* и *Corallina*, которые образуют местами сплошной ковер. В Японском море в сублиторали также доминируют ламинариевые водоросли (*Laminaria*, *Undaria*, *Costaria*, *Agarum*), но помимо них встречаются *Sargassum*, *Scytosiphon*. В подлеске ламинарий обитают зеленые (*Codium*, *Cladophora*, *Ulva*) и красные (*Ahnfeltia*, *Chondrus* и др.) водоросли.

В зависимости от места произрастания среди бентосных водорослей различают следующие экологические группы: *эпилиты* (растут на поверхности твердого грунта, такого, как скалы, камни и др.), *эпипелиты* (развиваются на поверхности отложений, варьирующих от тонких илов до грубых песков), *эписаммиты* (прикреплены к частицам осадков), *эпифиты* (живут на поверхности других водорослей и высших растений), *эндофиты* (поселяются в теле других организмов, но имеют нормальные хлоропласты), *паразиты* (живут в теле дру-

гих организмов, лишены хлоропластов, питаются за счет хозяина, нанося последнему определенный вред), *эндосимбионты* (живут в клетках других организмов) и др. Иногда выделяют группу организмов-обрастателей — *перифитон*. Водоросли этой группы живут на предметах, большей частью движущихся или обтекаемых водой. Эти организмы отделены от дна и находятся в условиях иного, чем истинно донные, режима освещенности, температуры, биогенов.

Водоросли горячих источников. Типичными обитателями горячих вод являются синезеленые водоросли, в меньшей степени диатомовые и некоторые зеленые и красные. Они вегетируют при температурах 35—52 °С, а иногда этот предел может подниматься до 84 °С и выше.

Водоросли снега и льда. Эти холодолюбивые водоросли способны развиваться на поверхности льда и снега. Они активно размножаются в талой воде при температуре около 0 °С. Всего обнаружено более 100 видов таких истинно снежных водорослей, из которых подавляющее большинство относится к зеленым, встречаются также синезеленые, желтозеленые, диатомовые и др. Развиваясь в массовом количестве, эти водоросли могут вызывать зеленое, голубое, красное, коричневое или черное цветение снега или льда. Чаще всего встречается зеленое цветение, вызываемое различными видами зеленых водорослей. В высокогорных областях, по склонам гор на Кавказе, Северном Урале, Камчатке и в других местах можно встретить красный снег, который занимает площади иногда в несколько квадратных километров. Такое цветение вызывает зеленая водоросль *Chlamydomonas nivalis*.

Водоросли соленых водоемов. Обитающие в соленой воде виды, получившие название *галобионты*, способны вегетировать при повышенной концентрации солей. Соленые континентальные водоемы достаточно многочисленны на территории России, только в одной Астраханской области около 700 соленых озер. Из зеленых водорослей в водоемах с концентрацией солей до 285 г на литр обитает *Dunaliella*, при массовом развитии окрашивающая такие водоемы в красный цвет. В некоторых соленых водоемах доминируют синезеленые водоросли, сплошь покрывая их дно и участвуя в образовании лечебных грязей. С уменьшением солёности воды видовой состав водорослей увеличивается за счет добавления некоторых диатомовых, криптомонад и др.

Водоросли вневодных местообитаний

Водоросли успешно осваивают вневодные местообитания, такие, как наземные предметы, почву, окружающий их известковый субстрат.

Аэрофильные водоросли. Основной жизненной средой обитания этих водорослей является окружающий их воздух. Они поселяются на стволах деревьев и кустарников, мхах, камнях и скалах, на заборах и стенах домов, крышах, на сводах, стенах и сталактитах пещер и т.д. Немногие водоросли приспособились к частой и резкой смене температуры и влажности, но все-таки можно насчитать несколько сотен видов. Большинство из них относятся к синезеленым и зеленым водорослям, значительно меньше среди них диатомовых и желтозеленых. На коре деревьев повсеместно распространена зеленая водоросль *Trentepohlia*, которая особенно хорошо заметна в виде кирпично-красного порошкового налета на коре берез.

Эдафофильные водоросли. Основной жизненной средой для эдафофильных водорослей является почва. Их можно встретить в виде пленок или общего позеленения на почве (*наземные водоросли*), они населяют и толщу почвы (*почвенные водоросли*). В почвах обнаружено около 2 000 видов, относящихся главным образом к синезеленым, желтозеленым, зеленым и диатомовым водорослям. Особенность почвенных водорослей — это способность быстро переходить из активного состояния в состояние покоя и наоборот. Из почв, хранящихся в сухом состоянии десятки лет, можно выделить многие виды водорослей. Так, удалось оживить гербарный образец ностока, хранившийся 107 лет. Интенсивное развитие водорослей в почве возможно в пределах проникновения света. В целинных почвах толщина этого поверхностного слоя до 1 см, в обрабатываемых почвах он немного толще. Но и в толще почвы, куда не проникает свет, водоросли обнаруживаются на глубине 2 м в целинных почвах и до 2,7 м в пахотных.

Литофильные водоросли. Различают сверлящие литофильные водоросли, которые активно внедряются в каменистый (известковый) субстрат, и туфообразующие, отлагающие известь вокруг себя. Они встречаются в воде и наземных местообитаниях. Среди литофильных водорослей выделены синезеленые, зеленые и красные.

РОЛЬ ВОДОРОСЛЕЙ В ПРИРОДЕ

Роль водорослей в балансе живого вещества. Вступая во взаимодействие с другими организмами, принимая участие в круговороте веществ, водоросли выполняют в биоценозах роль продуцентов. Используя энергию света, они способны синтезировать органические вещества из неорганических. По данным радиоуглеродного анализа, средняя первичная продукция океанов, обусловленная жизнедеятельностью водорослей, составляет 550 кг углерода на 1 га в год. Суммарная величина его первичной продукции составляет 550,2 млрд т (в сырой биомассе) в год и, по мнению ученых, вклад водорослей в общую продукцию органического углерода на нашей планете составляет 26—90 %.

Важную роль выполняют водоросли в круговороте азота. Они способны использовать как органические (мочевина, аминокислоты, амиды), так и неорганические (ионы аммония и нитратов) источники азота. Цианобактерии — уникальная группа водорослей, так как некоторые из них способны фиксировать газообразный азот. Например, цианобактерия *Trichodesmium* может фиксировать в день 30 мг азота на квадратный метр. Подсчитано, что 40—60 % фиксированного азота цианобактерии возвращают в воду, делая его доступным для других водных организмов.

Водоросли — продуценты кислорода. Водоросли в процессе своей жизнедеятельности выделяют кислород, необходимый для дыхания водных организмов. Первыми водорослями, способными к оксигенному фотосинтезу, были синезеленые (цианобактерии). Ранние ископаемые останки их, подтверждающие наличие оксигенного фотосинтеза, датируются возрастом 2,7 млрд лет. В водной среде (особеннно в морях и океанах) водоросли являются практически единственными продуцентами свободного кислорода. Кроме того, они

играют большую роль в общем балансе кислорода на Земле, так как океаны служат главным регулятором баланса кислорода атмосферы Земли.

Водоросли — среда обитания для других водных организмов. Водоросли-макрофиты дают пищу, пристанище и защиту многим другим живым организмам. Установлено, например, что столб воды объемом 5 л с одним экземпляром бурой водоросли *Cystoseira barbata* содержит до 60 тыс. особей различных беспозвоночных животных, включая моллюсков, клещей и ракообразных.

Водоросли — пионеры растительности. Наземные водоросли поселяются на голых скалах, песке и других бесплодных местах. После их отмирания образуется первый слой будущей почвы. Почвенные водоросли участвуют в процессах формирования структуры и плодородия почв.

Водоросли как геологический фактор. Развитие водорослей в прошедшие геологические эпохи привело к образованию ряда горных пород. Вместе с животными водоросли принимали участие в образовании рифов в океанах. Поселяясь ближе к поверхности воды, они образовывали гребни этих рифов. Рифовые постройки красных водорослей известны в Крыму как вершины Яйлы, Ай-Петри и др., скалистые холмы вдоль Восточных Карпат в районе Днестра и др. Синезеленые водоросли участвовали в образовании известняков-строматолитов, харовые водоросли — в образовании известняков-хароцитов (такие отложения обнаружены в Туве). В образовании меловых пород принимают участие кокколитофориды из гаптофитов (меловые породы почти на 95 % состоят из остатков панцирей этих водорослей). Массовое скопление панцирей диатомовых водорослей привело к образованию диатомита (горной муки), крупные промышленные залежи которого обнаружены в Тюменской области, Поволжье, Приморском крае, на Урале и Сахалине. Водоросли явились исходным материалом для образования жидких и твердых нефтеподобных соединений — сапропелей, горячих сланцев, углей.

Активная деятельность водорослей в образовании горных пород отмечена в некоторых регионах и в настоящее время. Они поглощают карбонат кальция и образуют минерализованные продукты. Эти процессы особенно активны в тропических водах с высокими температурами и низким парциальным давлением.

В разрушении горных пород наибольшее значение имеют сверлящие водоросли. Они медленно и упорно разрыхляют известковые субстраты, делая их доступными для выветривания, крошения и размывания.

Симбиотические отношения водорослей с другими организмами. Водоросли образуют несколько важных симбиозов. Во-первых, с грибами образуют лишайники, во-вторых, как зооксантелы обитают совместно с некоторыми беспозвоночными животными, такими, как губки, асцидии, рифовые кораллы, фораминиферы и др. Ряд синезеленых водорослей образует ассоциации с высшими растениями.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ВОДОРОСЛЕЙ

Водоросли имеют большое практическое значение в повседневной жизни и хозяйственной деятельности человека, принося как пользу, так и вред.

Водоросли как пищевой продукт. Человек употребляет в пищу главным образом морские водоросли, особенно широко используют их жители восточно-

го побережья и островов Тихого океана. В Китае использование водорослей в пищевом рационе известно с 850 г. до н. э. Считается, что среди макрофитов нет ядовитых водорослей, однако в пищу используют только 160 видов. Ежегодная стоимость потребляемых водорослей составляла на 1979 г. более чем 1 млрд долларов США; почти половина этой суммы приходилась на виды *Porphyra* и значительная доля — на *Laminaria* и *Undaria*. По своим пищевым качествам водоросли не уступают многим сельскохозяйственным культурам. В них содержится высокий процент белка, включающего все аминокислоты, углеводов и жиров. Водоросли — прекрасный источник витаминов C, A, D, группы B, рибофлавина, пантотеновой и фолиевой кислот, микроэлементов.

Из микроскопических водорослей в пищу используют синезеленые. Наземные виды ностока служат пищей в Китае и Южной Америке. В Японии употребляют ячменный хлеб «тенгу» — это мощные пласты плотной студенистой массы на склонах некоторых вулканов, состоящей из синезеленых водорослей из родов *Gloeocapsa*, *Gloeothece* и *Microcystis* с примесью бактерий. Спирулину использовали в пищу ацтеки еще в XVI в., приготовляя из высушенной водоросли лепешки, и население района озера Чад в Северной Африке, где продукт из нее называется дихе. Спирулина содержит большое количество белка, и поэтому в последнее время ее широко культивируют в ряде стран, в том числе и в России.

Корм для животных. Морские водоросли, преимущественно бурые водоросли (*Laminaria*, *Fucus* и *Ascophyllum*), непосредственно используют как корм для скота или в виде кормовых добавок. Применение кормовых добавок приводит к увеличению надоев и жирности молока, суточного привеса рыб, свиней и птицы; белок птичьих яиц приобретает при этом более темную окраску. Морскую капусту рекомендуют добавлять в корм щенкам собак, чтобы шерсть лучше росла и приобретала здоровый блеск. Кроме того, водоросли улучшают деятельность пищеварительных органов, способствуют удалению некоторых кишечных паразитов, помогают в лечении ряда желудочно-кишечных и кожных заболеваний, повышают иммунитет.

Водоросли как удобрения. Водоросли содержат достаточное количество органических и минеральных веществ, поэтому они издавна использовались в качестве удобрений. Преимущества таких удобрений в том, что они не содержат семена сорняков и споры фитопатогенных грибов, а по содержанию калия превосходят почти все типы применяемых удобрений. Азотфиксирующие синезеленые водоросли широко используют на рисовых полях вместо азотных удобрений. Показано, что удобрения из водорослей могут повышать всхожесть семян, урожайность, устойчивость к болезням.

Водоросли в медицине. Водоросли широко применялись в народной медицине как глистогонное средство и для лечения ряда заболеваний, таких, как зоб, нервные расстройства, склероз, ревматизм, рахит и др. Показано, что экстракты водорослей многих видов содержат антибиотические вещества, могут снижать артериальное давление. Экстракты из *Sargassum* и *Laminaria* в экспериментах на мышах подавляли рост саркомы и лейкемических клеток. В США и Японии из водорослей получены препараты, способствующие выведению из организма радионуклидов. Эффективность таких сорбентов достигает 90—95 %.

Водоросли как источник промышленного сырья. Еще с прошлого века водоросли использовались для получения соды и йода. В настоящее время из водо-

рослей получают альгиновую кислоту и ее соли — альгинаты, а также каррагинаны и агар (о применении этих веществ см. в разделах о бурых и красных водорослях).

Из бурых водорослей получают маннит — сырье для фармакологической и пищевой промышленности при изготовлении лекарств и продуктов питания для диабетиков.

Отрицательная роль водорослей. Ряд водорослей выделяют токсины, которые могут вызывать различные заболевания других водорослей, растений, животных и человека, причем некоторые из них могут оказаться смертельными. Чрезмерный рост водорослей препятствует прохождению воды через фильтры. Известно, что обрастание водорослями судов увеличивает трение о воду, тем самым поднимая эксплуатационные расходы. Макрофиты могут повышать гидродинамическую нагрузку и способствовать коррозии стали на нефтяных платформах в открытом море.

Приведенными примерами далеко не исчерпываются роль и значение водорослей в жизни и хозяйственной деятельности человека.

НЕФОТОСИНТЕЗИРУЮЩИЕ ОРГАНИЗМЫ

МИКСОМИЦЕТЫ

Миксомицеты, или слизевики, — специфическая группа организмов, у которых в жизненном цикле сочетаются черты животных и грибов (по этой причине выдающийся ботаник и миколог XIX в. А.Де Бари назвал их «грибоживотными» — Mycetozoa). Их жизненный цикл включает несколько фаз. Первая фаза — *амебоидная* — представлена амебоподобными клетками, не покрытыми клеточной стенкой и питающимися как растворенными органическими веществами осмотрофно, так и отдельными клетками (бактериальными, дрожжевыми) с помощью эндоцитоза. Во второй фазе — *плазмодиальной* — амебоиды образуют слизистую массу путем разрастания, слияния (плазмодий) или координированной ассоциации отдельных клеток (псевдоплазмодий). На третьей стадии плазмодии и псевдоплазмодии преобразуются в органы спороношения, на поверхности или внутри которых формируются покоящиеся споры. Переход к каждой последующей стадии регулируется внешними факторами (голоданием, освещением и др.) и сопровождается кардинальными изменениями в генетической регуляции внутриклеточных биохимических процессов, что привлекает к этой группе исключительное внимание в экспериментальной биологии.

ГРИБЫ

По экологическим и трофическим показателям к грибам относят гетеротрофные эукариоты с исключительно осмотрофным типом питания. Это определение четко отграничивает грибы от других организмов на пространстве, занимаемом биотой. Осмотрофным способом питания обусловлены морфологические, физиологические и биохимические особенности грибов.

1. Вегетативное тело большинства грибов представляет собой сильно разветвленные нити (*гифы*) с неограниченным ростом, совокупность которых называют *мицелием*, или *грибницей*. Обычно мицелий целиком погружен в субстрат (почву, ткань растения, помет животных, растительные остатки и проч.), и такие особенности его структуры позволяют максимально извлекать из него питательные вещества всем телом с помощью экзоосмоса.

2. Органические вещества в перечисленных субстратах находятся главным образом в виде высокомолекулярных полимеров (белков, полисахаридов, нуклеиновых кислот), которые не проходят через клеточные покровы. Поэтому грибы выделяют в субстрат ферменты деполимеразы, расщепляющие полимеры до олиго- и мономеров, способных транспортироваться в клетки. Если у животных пищеварительные ферменты выделяются внутрь кишечника, то у

грибов они выделяются наружу, и тогда грибная гифа может быть уподоблена вывернутой наизнанку кишке.

3. Полное погружение мицелия в субстрат ограничивает возможности расселения грибов в пространстве, поэтому их органы размножения — спороносцы и споры — выдвигаются на поверхность субстрата или возвышаются над ним, чтобы распространяться в воздушной или (если субстрат находится в воде) водной среде. У многих грибов (*макромицетов*) спороносные органы крупные, хорошо заметные невооруженным глазом (поднимающиеся над почвой шляпочные грибы или вырастающие на дереве трутовики). Другие грибы (*микромицеты*) имеют мелкие органы спороношения, их строение можно рассмотреть только под микроскопом, но при массовом развитии они образуют цветные налеты в виде плесеней на различных субстратах.

Филогенетические построения показывают, что экоморфа «грибы» не является однородной монофилетической группой, а разделяется на две филы (царства). Бо́льшая часть, названная «истинными грибами» (эумицеты), монофилетична и составляет собственно *царство грибов* (*Fungi*). Меньшая часть, названная «грибоподобными организмами» (псевдомицеты), входит наряду с некоторыми водорослями в состав *царства Stramenopila*, в котором группируется в два отдела — Oomycota (оомицеты) и Labyrinthulomycota (сетчатые слизевики).

Грибной таллом

Морфологическая классификация позволяет выделить три типа талломов, присущие большинству грибов: *амебоидный* (*плазмодиальный*), *мицелиальный* и *дрожжеподобный*.

Амебоидный таллом. Этот тип таллома представляет собой лишенную клеточной стенки одноядерную клетку. Кроме цитоплазматической мембраны клетка защищена лишь уплотненным периферическим белковым слоем — *перипластом*. Многоядерный таллом такого типа называют *плазмодиальным*. Для заякоривания в субстрате и питания таллом, находящийся на поверхности (*экстраматрикальный*) или внутри (*интраматрикальный*) субстрата, может образовывать корнеподобные выросты — *ризомицелий*. Если ризомицелий отсутствует или лишен ядер, то таллом представлен одной амебоидной клеткой и называется *моноцентрическим*. У некоторых грибов ризомицелий удлинен; в него переходят ядра, и он образует в некоторых местах расширения, образуя другие амебоидные клетки с ядрами — *полицентрический таллом*. У примитивных видов моноцентрический таллом при переходе к спороношению целиком превращается в спорангий — *холокарпический* таллом. У грибов с *эукарпическим* талломом из амебоидной клетки формируется несколько спорангиев или они образуются в нескольких клетках полицентрического таллома.

Мицелиальный таллом. Таллом этого типа представляет собой покрытые клеточной стенкой разветвленные нити, разделенные внутренними перегородками на фрагменты (клеточный мицелий) или не фрагментированные (неклеточный мицелий). Перегородки (септы) образуются за счет врастания клеточных покровов (клеточной стенки и мембраны) от периферии к центру (подобно диафрагме микроскопа или оптического фотоаппарата). Они обычно

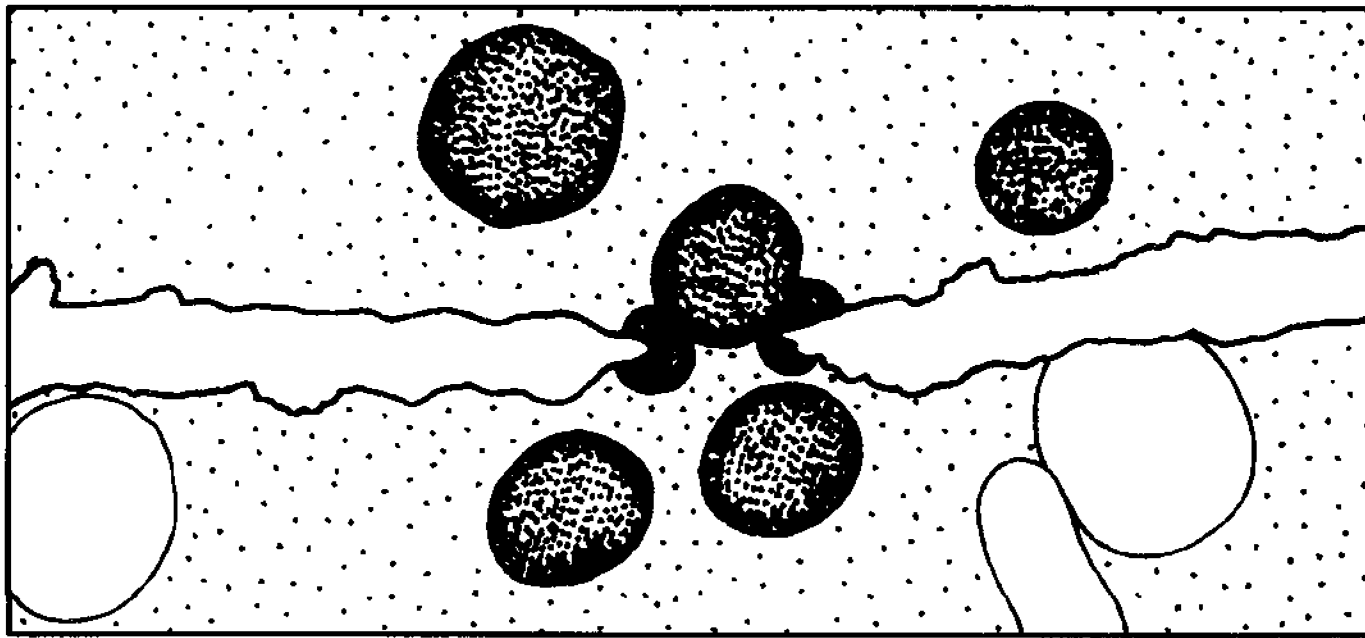


Рис. 37. Тельца Воронина (одно из них перекрывает септу)

имеют поры, через которые из одной клетки в другую могут мигрировать питательные вещества, а у многих видов и некоторые органеллы, включая ядра.

Строение септальных пор имеет значение для установления связей между отдельными таксонами грибов. Септы разделяют на мультипоровые и унипо-



Рис. 38. Долипоровая септа в перегородках гиф базидиального гриба шампиньона *Agaricus bisporus*.

Видны центральные дискообразные утолщения и перфорированная мембрана — парентосома (фото О. В. Камзолкиной)

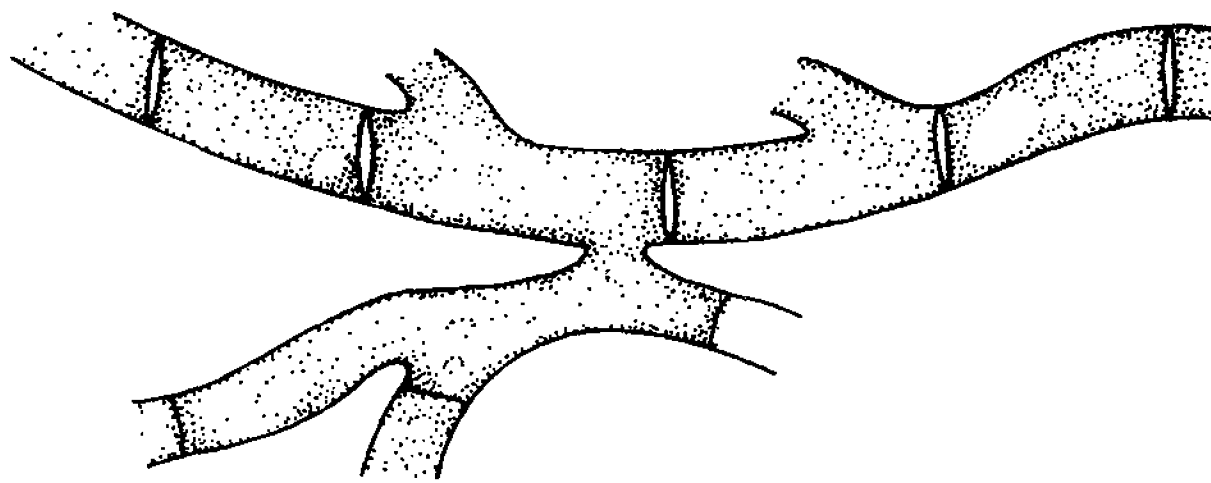


Рис. 39. Анастомоз между гифами

ровые. Мультипоровые септы содержат несколько отверстий и разделяются в свою очередь на мультиперфоратные септы, диаметр пор которых сравним с диаметром пор унипоровых септ, и плазмодесматные — с узкими порами, часто содержащими десмотубулы. Унипоровые септы содержат одну крупную центральную пору. В клетках многих сумчатых грибов находятся включения белковой природы (модифицированные пероксисомы), названные тельцами Воронина, которые могут закупоривать центральную пору, останавливая межклеточные обмены (рис. 37). Септы с центральной порой могут постепенно утончаться к центру или иметь одинаковую толщину. *Долипоровая септа*, характерная для некоторых групп базидиомицетов, имеет трубчатое расширение у поры и прикрыта перфорированным мембранным колпачком — *парентосомой* (рис. 38). Через такую пору миграция клеточных органелл невозможна, хотя на отдельных стадиях жизненного цикла парентосомы растворяются и появляется возможность межклеточных обменов органеллами.

Гифы имеют верхушечный рост, причем растут не только верхушка первичной гифы, но и веточки, поэтому в зрелом мицелии гифы настолько густо переплетены, что бывает невозможно различить первичную гифу и ее веточки. Картину усложняют многочисленные *анастомозы* (слияния) боковых веточек друг с другом (рис. 39). Анастомозы придают прочность мицелиальной структуре. Диаметр гиф обычно не бывает меньше 1 мкм и больше 30 мкм (в среднем он равен приблизительно 10 мкм). Тем не менее у некоторых представителей рода *Achlya* ширина гиф может достигать 1 000 мкм (1 мм!). Гифы, составляющие мицелий, могут быть примерно одинакового диаметра, а могут сильно различаться, подобно стволам и ветвям деревьев. Именно из мицелия, за редчайшими исключениями, формируются многочисленные структуры грибов, в том числе плодовые тела, называемые в обиходе грибами.

Видоизменения мицелия. Все изменения мицелия обусловлены адаптациями к условиям жизни, ибо если мицелий — своего рода один большой кишечник, то он несет только одну функцию, обеспечивающую питание, но не выживание в окружающем мире. Все видоизменения можно свести к обеспечению двух функций — вегетативной и пропагативной. Вторая функция будет рассмотрена в последующих разделах, а здесь остановимся на первой. Она может быть разделена на обеспечения выживания — *покоящиеся структуры*, поддержания целостности мицелия в пространстве — *проводящие* и *поддерживающие структуры*, заражения и питания в теле хозяина — *инфекционные структуры*. Конечно, такое деление, как и всякая другая биологическая классификация, условно, ибо многие грибные структуры полифункциональны. Напри-

мер, зиготические (а следовательно, пропагативные, а не вегетативные) структуры многих грибов покрыты толстыми оболочками и несут функцию выживания, а вегетативные хламидоспоры наряду с функцией выживания обеспечивают размножение.

Среди ***покоящихся структур*** рассмотрим склероции и хламидоспоры. Склероции представляют собой тесное переплетение гиф (ложная ткань — плектенхима), образующее комочек размером от нескольких десятков микрометров до нескольких сантиметров. По анатомическому строению склероции разделяют на истинные и ложные. У первых на поперечном разрезе можно увидеть два слоя — узкий ко́ровый и широкий — сердцевинный (рис. 40). Ко́ровый слой образован очень плотным сплетением мелких гиф с толстыми оболочками, пропитанными темным пигментом меланином, который придает клеткам особую прочность. Внутренний слой представлен рыхлым сплетением крупных гиф с тонкими оболочками и запасом питательных веществ (каплями жира и др.). Он служит для питания проростков склероция. Истинные склероции могут быть образованы только грибными гифами или же в их образовании участвуют ткани зараженного хозяина, которые мумифицируются. Таковы, например, мумифицированные, черные с поверхности (вследствие отложения меланина) яблоки, зараженные возбудителем плодовой гнили *Monilia cinerea*, или гусеницы, зараженные грибами из рода *Cordyceps*. Ложные склероции не имеют внутренней слоистости. Все их клетки одинаковые и содержат питательные вещества и меланин в оболочке.

При образовании *хламидоспор* отдельные клетки мицелия покрываются толстыми, часто меланизированными оболочками и обособляются. Хламидоспоры могут образовываться одиночно и в цепочках, интеркалярно (из внутренних клеток мицелия) и терминально (из конечных клеток). Они могут быть различными по форме и размерам.

Проводящие и поддерживающие структуры характерны для древоразрушающих базидиомицетов, мицелий которых часто распространяется на очень большие расстояния вдоль дерева (иногда на десятки метров). Для обеспечения единства таллома на таком большом протяжении отдельные гифы срастаются боковыми сторонами, образуя пучки — *синнемы*. Крупные, прочные, видимые невооруженным глазом синнемы называют *тяжами*, или *шнурами*. Центральные гифы в этих шнурах могут функционировать как проводящая ткань, обеспечивая транспорт воды и питательных веществ. У осеннего опенка (виды рода *Armillaria*) оболочки наружных клеток разветвленных тяжей меланизированы, вследствие чего эти клетки становятся очень прочными и темно окрашенными (похожими на проволоку). Такие «гибриды» тяжей и склероциев называют *ризоморфами*. Они способны распространяться не только по зараженному стволу дерева, но и в почве, заражая корни расположенных вблизи здоровых деревьев. Благо-

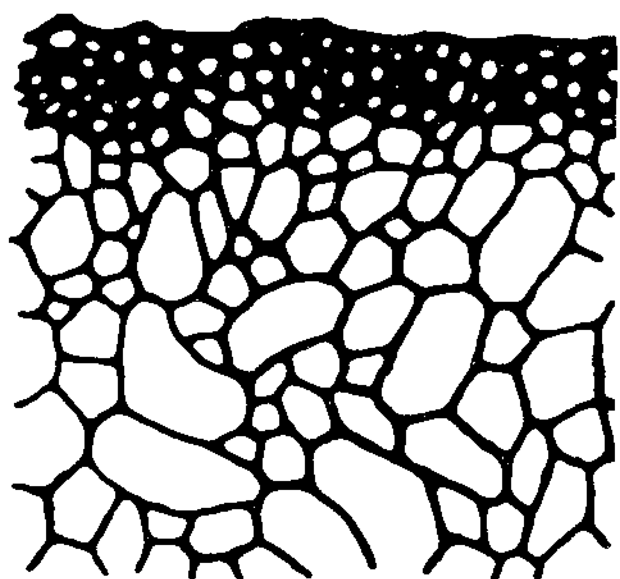


Рис. 40. Разрез склероция.

Мелкие клетки кроющего слоя покрыты толстыми стенками, пропитанными меланином; центральные клетки крупные, тонкостенные, расположены более рыхло

даря наличию ризоморф этот гриб может распространяться в почве на огромные расстояния, заражая корни множества деревьев. Описаны индивидуумы, мицелиальная сеть которых распространена на площади в десятки гектаров, имеет возраст более тысячи лет и вес более 10 т.

Инфекционные структуры предназначены для заражения растений или животных и питания за их счет. Паразиты растений часто образуют на поверхности расширение кончика гифы — *апрессорий*, который плотно прилегает к кутикуле за счет выделяемых наружу гидрофобных белков *гидрофобинов*, служащих «вакуумной смазкой». Гифа секретирует гидрофобины в виде мономеров (отдельных молекул), очень прочных вследствие наличия четырех внутримолекулярных дисульфидных мостиков. На границе вода — воздух или при соприкосновении с гидрофобной поверхностью молекулы полимеризуются, образуя монослой, в котором гидрофобные участки молекулы обращены наружу от гифы (как в мембранных структурах). Этот монослой, во-первых, уменьшает поверхностное натяжение водяной пленки и позволяет кончикам гиф подниматься из воды в воздушную среду; во-вторых, он обеспечивает плотное

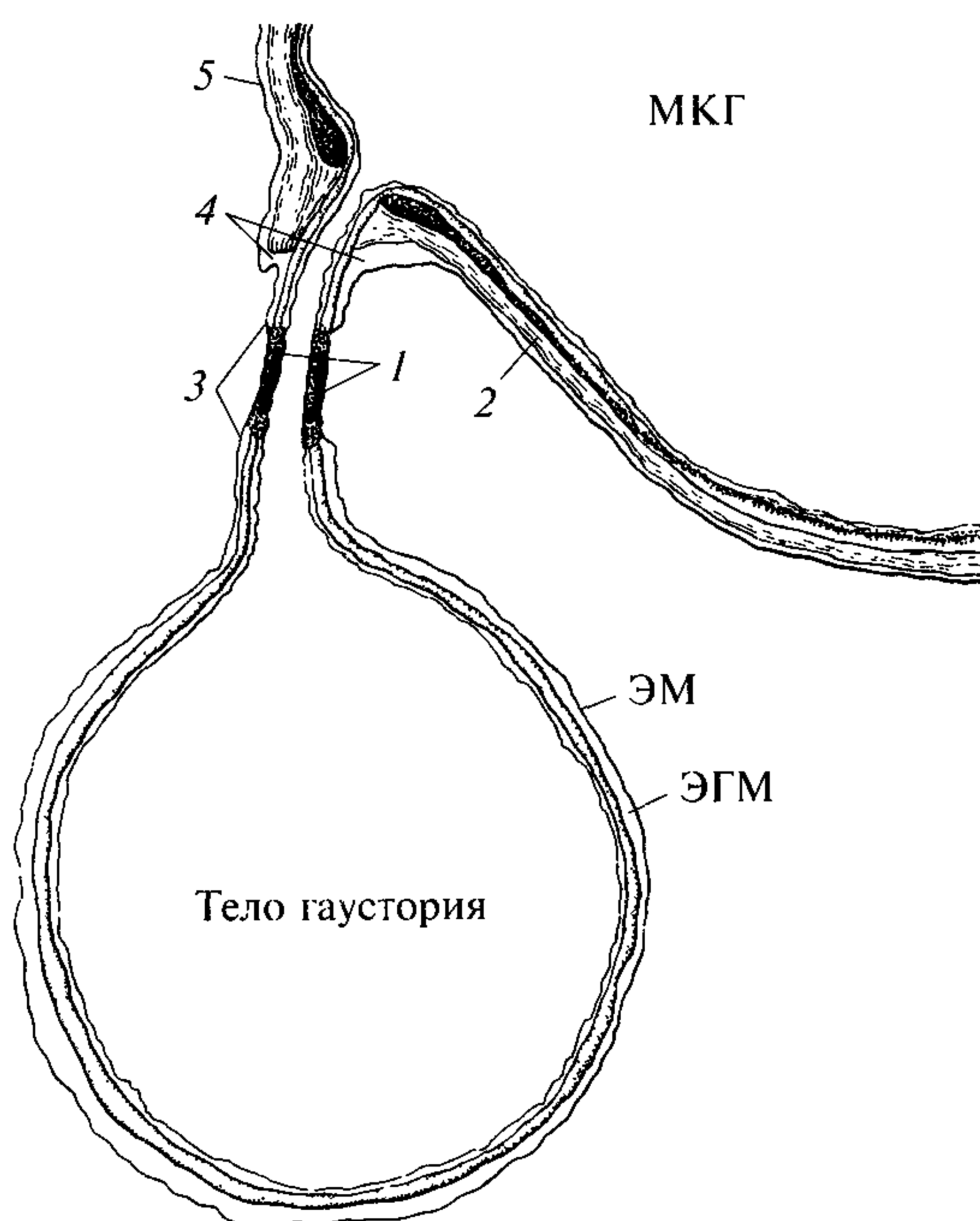


Рис. 41. Строение гаустория возбудителя стеблевой ржавчины *Puccinia graminis*.

Материнская клетка гаустория (МКГ) расположена в межклеточном пространстве зараженного листа. Благодаря локальному разрушению клеточной стенки растения и впячиванию эндоплазматической мембраны (плазмалеммы) гаусторий проникает в клетку, но остается отделенным от протопласта хозяина эндогаусториальной мембраной (ЭМ), являющейся продолжением плазмалеммы, и эндогаусториальным матриксом (ЭГМ), через который хозяин и паразит обмениваются метаболитами. *1* — поясок; *2* — оболочка клетки растения-хозяина; *3* — шейка гаустория; *4* — воротничок; *5* — плазмалемма растения-хозяина (Л.Н.Андреев, Ю.М.Плотникова, 1989)

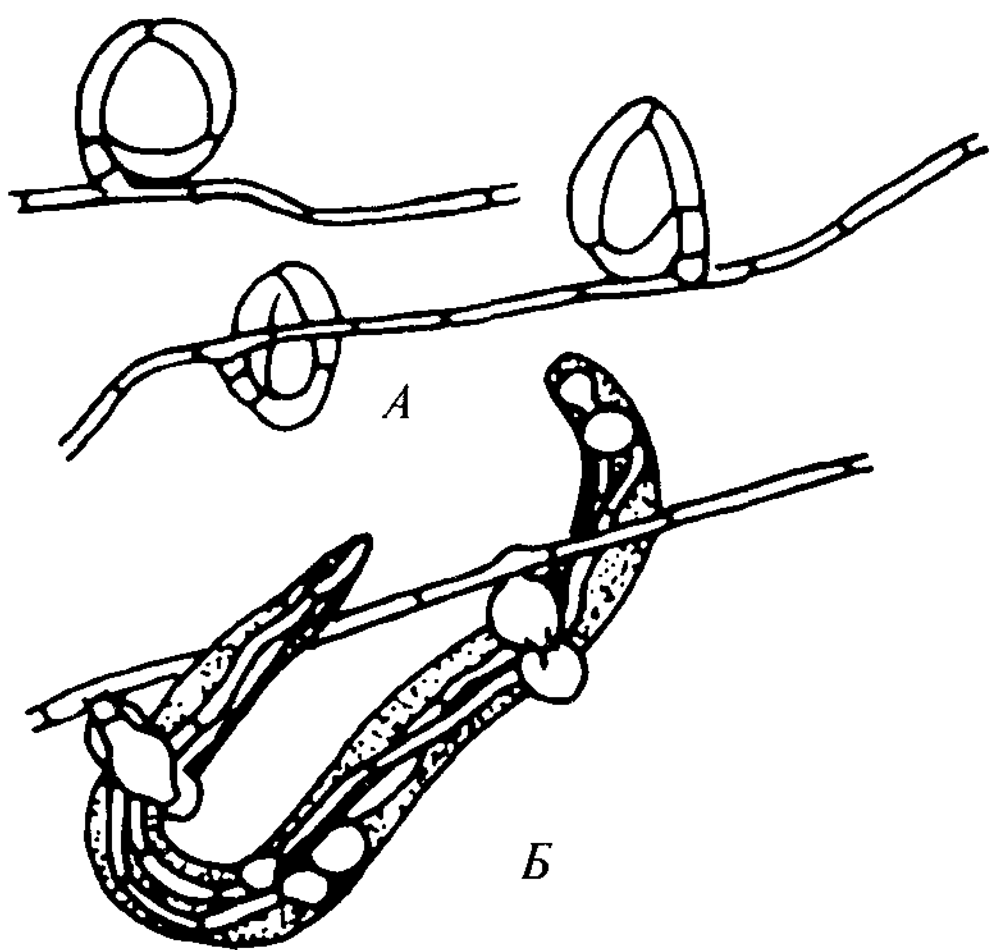


Рис. 42. Гифы нематофагового гриба *Arthrobotrys* с ловчими кольцами (*А*) и захваченная ими нематода (*Б*)

прикрепление гиф фитопатогенных грибов к гидрофобной кутикуле, покрывающей поверхность растений. На участке оболочки апрессория, не соприкасающемся с кутикулой, откладывается меланин, а в растение из апрессория выделяются гидролитические ферменты, разрушающие кутикулу и клеточную стенку растения.

Под действием высокого тургорного давления и ферментов в оболочке растения образуется отверстие, через которое растет внутрь инфекционная гифа, преобразующаяся в питательный орган — *гаусторий*. При росте гаустория плазмалемма хозяйской клетки не разрушается, а вдавливается (инвагинируется), вследствие чего зараженная клетка не погибает, а некоторое время снабжает гаусторий питательными веществами и обеспечивает внутритканевой (межклеточный) рост гиф паразита. По форме гаустории бывают простыми и разветвленными (рис. 41).

Интересны по своему строению *ловчие гифы* хищных грибов (рис. 42), питающихся мелкими почвенными и водными нематодами, амёбами, ракообразными и другими беспозвоночными животными. Эти гифы могут представлять собой различного рода кольца, петли, сети, клейкие нити, стреляющие «гарпуны», которые образуются в ответ на присутствие определенных веществ потенциальной жертвы и сжимаются или выстреливают при механическом соприкосновении с ней.

Настоящие ткани, возникающие в результате деления клеток в разных направлениях, образуют немногие грибы. Однако мицелий может формировать ***ложные ткани*** (плектенхимы), из которых, в частности, построены плодовые тела. На поверхности ризоморф, шляпок плодовых тел, склероциев образуется кроющая «ткань». У некоторых трутовых грибов сильно развиты механические элементы, а млечные ходы некоторых видов шляпочных грибов, таких, как виды рода *Lactarius* (рыжики, грузди, волнушки), можно рассматривать как подобие проводящих тканей. В особенностях морфогенеза сложно устроенных плодовых тел различных грибов-макромицетов большую роль играют также гидрофобины, обеспечивающие слипание соседних гиф.

Дрожжеподобный таллом. Этот тип таллома представляет собой отдельные клетки, покрытые стенкой, или распадающиеся короткие цепочки клеток (*псевдомицелий*), которые образуются вследствие нерасхождения материнских и дочерних клеток. Большинство дрожжей размножается *почкованием*, при котором новая клетка образуется не вследствие врастания клеточной стенки внутрь клетки, как у мицелиальных грибов, а локальным вздутием оболочки, в которое переходят разделившееся ядро и другие органеллы. Впрочем, известны в небольшом числе «делящиеся дрожжи», у которых клетки делятся врастанием оболочки.

Химический состав и метаболизм грибов

Все метаболиты условно разделяют на *первичные* и *вторичные*. Первичные метаболиты необходимы для роста организма и незаменимы. Это нуклеиновые кислоты, белки, углеводы, коферменты, липиды и др. Из них построены клеточные органеллы — ядра, митохондрии, рибосомы, клеточная стенка и мембранные структуры. Их отложения клетка использует в качестве источников питания и энергии. Вторичные метаболиты необходимы для адаптаций организма к условиям жизни. Они могут встречаться у одних видов и отсутствовать у других. В отличие от первичных вторичные метаболиты — это, как правило, низкомолекулярные соединения.

Белки

Структурные белки входят в состав клеточной стенки, мембранных структур, хромосом, из них построены элементы цитоскелета — микротрубочки и микрофиламенты. Ферментные белки обеспечивают все внутриклеточные процессы и взаимодействие с окружающей средой. Подробнее о них изложено в разделе о питании грибов.

Углеводы

Структурные углеводы. Основу клеточной стенки грибов составляют структурные полимерные углеводы. По химическому составу их можно разделить на три группы: глюкоза, другие моносахариды и углеводы, ковалентно связанные с пептидами (гликопротеины).

Полимеры глюкозы — это глюканы, хитины и целлюлоза. *Глюканы* представляют собой линейные или разветвленные цепочки молекул глюкозы, соединенные α- или β-связями. Они составляют наружный слой клеточной стенки большинства грибов. В молекулах *хитина* глюкозные остатки соединены с аминогруппами (аминированы), к которым, в свою очередь, присоединены остатки уксусной кислоты (ацетилированы). Длинную неразветвленную α-1,4-цепь из *п*-го числа таких модифицированных молекул глюкозы называют *п*-ацетилглюкозоамином, или хитином (см. рис. 4). Его цепочки составляют внутренний слой грибной клеточной стенки и придают ей жесткость, ригидность, заменяя целлюлозу, которая у большинства грибов отсутствует. Степень ацетилирования молекул глюкозы в хитинах из разных организмов может быть различной. Неацетилированный хитин получил название *хитозана*. Он встречается лишь у некоторых грибов. Наконец, целлюлоза представляет собой пучок линейных молекул α-1,4-глюкана (см. рис. 4), которые соединены друг с другом многочисленными водородными связями, делающими молекулу очень прочной. Молекулы, сшитые друг с другом разветвленными молекулами иных полисахаридов, составляют прочный каркас клеточной стенки. Целлюлоза обнаружена у всех исследованных оомицетов, у которых она составляет около 10 % массы клеточной стенки. Долгое время считали, что у истинных грибов она отсутствует, но сейчас показано ее наличие в стенке некоторых аскомицетов (род *Ophiostoma*).

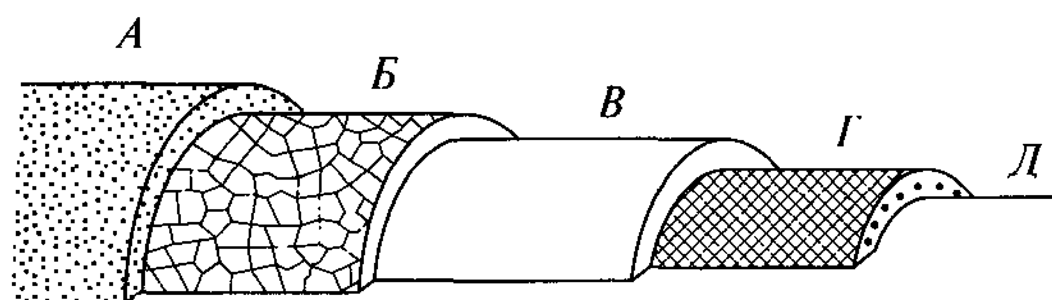


Рис. 43. Схема строения многослойной клеточной стенки гиф аскомицетов:
А — пептидоглюкан наружного слоя; *Б* — фибриллы β-1,3-глюкана; *В* — пептиды; *Г* — хитиновые волокна; *Д* — плазмалемма

Полимеры других моносахаров (маннозы, галактозы и др.), называемые у высших растений гемицеллюлозой, встречаются не во всех группах грибов. Особенно много полимеров маннозы — *маннанов* — в клеточных стенках дрожжей. По-видимому, такой состав стенки обеспечивает почкование лучше, чем глюкановый.

Наконец, в клеточных стенках грибов, как и растений, содержится много *полисахаридов, соединенных с белковыми молекулами* — пептидоглюканы, маннанопротеины и др. Они формируют срединный слой многослойной клеточной стенки (рис. 43) и играют важную роль как в поддержании структурной целостности клеток, так и в ее обменных процессах с окружающей средой.

Запасные углеводы. У грибов не обнаружен основной запасной полисахарид, присущий высшим растениям и многим водорослям — крахмал. Глюкоза у эумицетов запасается в качестве α-глюкана, близкого к животному крахмалу *гликогену*, а у оомицетов — в качестве β-глюкана, близкого к *ламинарину* бурых водорослей. Помимо глюканов у грибов есть и другие запасные углеводы, причем некоторые характерны только для царства грибов. Это прежде всего дисахарид *трегалоза*, в котором 2 молекулы глюкозы соединены α-1,4-связью (рис. 44). Долгое время трегалозу находили только в грибах, отчего она получила второе название — микоза. Сейчас трегалоза обнаружена и в некоторых высших растениях в качестве минорного соединения. Как показано Е. П. Феофиловой, трегалоза играет важную роль в адаптациях грибных клеток к стрессам и регуляции осмотических процессов. В клетках грибов содержатся также сахароспирты — *маннит*, *сорбит*, *ксилит* и др.

Липиды

Липиды (эфиры глицерина с монокарбоновыми кислотами, имеющими неразветвленную алифатическую цепь) являются важными запасными продуктами, они откладываются в клетке в виде капелек жира. Для грибов характерно высокое содержание полиненасыщенных (имеющих несколько двойных связей в алифатической цепочке) жирных кислот, таких, как линоленовая —

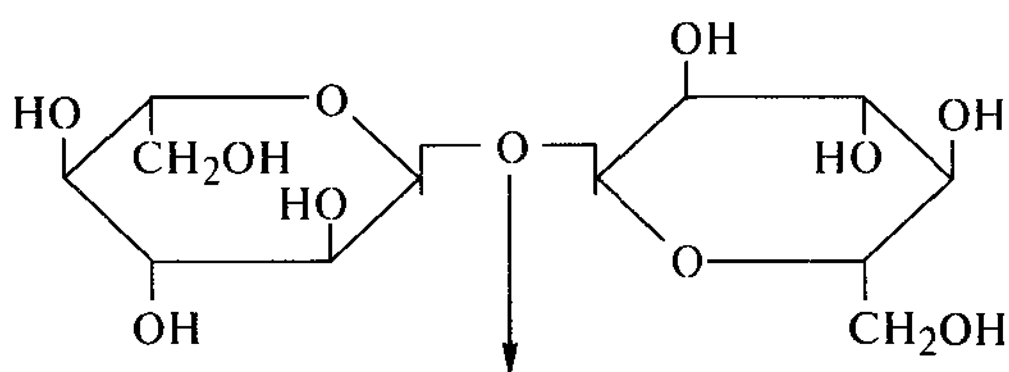


Рис. 44. Запасной дисахарид грибов трегалоза

с тремя и арахидоновая — с четырьмя двойными связями. В форме фосфолипидов (соединенные эфирной связью с фосфорной кислотой) липиды являются основными компонентами клеточных мембран. Большую роль в создании мембранных структур играют также липоиды *стерины*, придающие мембранам прочность. В отличие от холестерина животных, имеющего 27 атомов углерода в молекуле (С-27), и фитостеринов (С-29) растений, основной грибной стерин — эргостерин (С-28).

Вторичные метаболиты

Пигменты. Грибы лишены фотосинтетических пигментов, но продуцируют большое число соединений, окрашивающих мицелий, пропагативные органы или субстрат. По химической природе большинство пигментов относится к терпеноидам (каротиноиды) или к ароматическим соединениям. Пигменты выполняют разнообразные функции. Так, оранжевые производные каротина индуцируют протекание полового процесса у мукоровых грибов; темно-зеленые и черные фенольные пигменты аспергиллов откладываются только в спороносном аппарате, который в отличие от субстратного мицелия образуется в воздушной среде, и в спорах для защиты от ультрафиолетового света; темноокрашенный меланин откладывается в клеточных стенках, повышая их прочность.

Токсины и антибиотики. Многие грибы продуцируют соединения, токсичные для других организмов. Вещества, токсичные для микроорганизмов, называют *антибиотиками*, токсичные для растений — *фитотоксинами*, токсичные для животных и человека — *микотоксинами*. Некоторые метаболиты грибов, будучи токсичными для разных групп организмов (микроорганизмов и растений, растений и животных), имеют комплексное действие. Антибиотики синтезируются многими обитающими в почве грибами, которым приходится конкурировать за питательные субстраты с другими микроорганизмами. Их химическая природа и механизм действия многообразны. Так, антибиотики пенициллины и цефалоспорины ингибируют синтез клеточной стенки у бак-

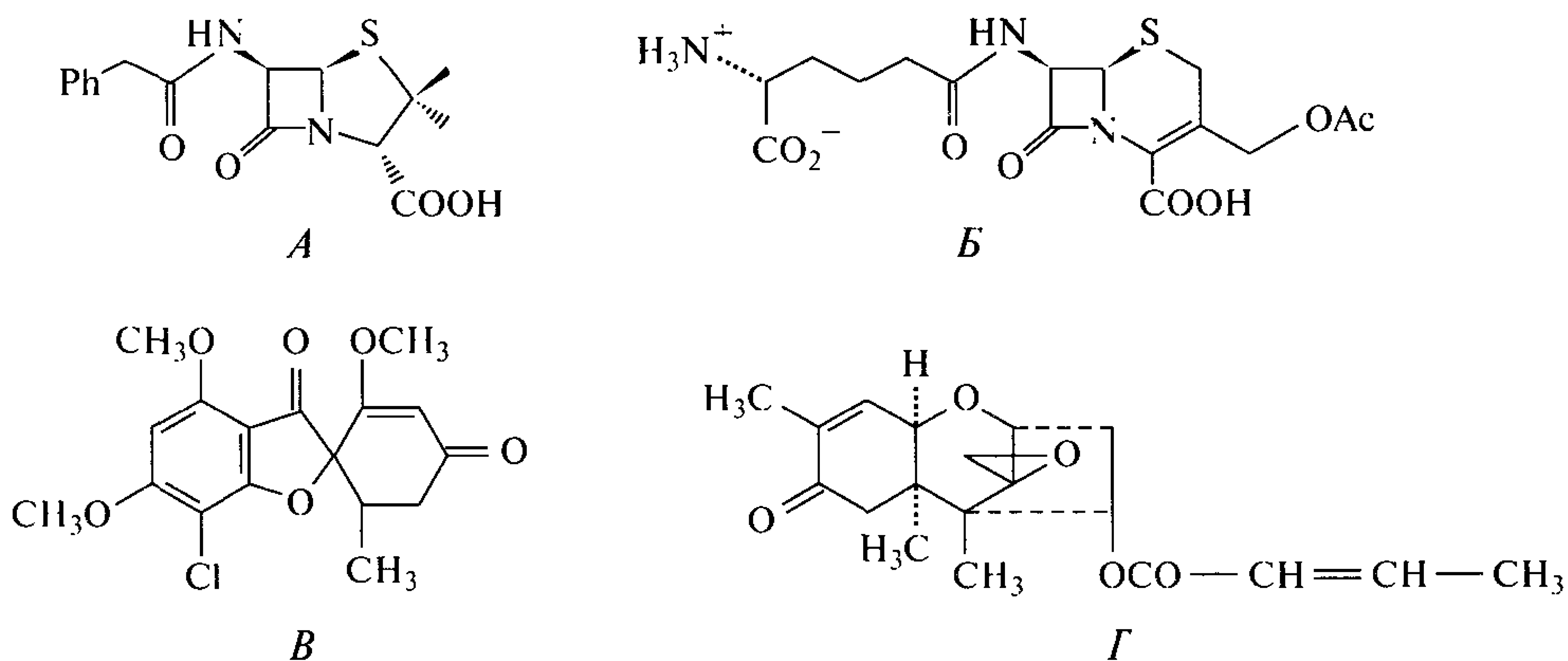


Рис. 45. Антибиотики, продуцируемые грибами:
А — пенициллин; *Б* — цефалоспорин; *В* — гризеофульвин; *Г* — трихотецин

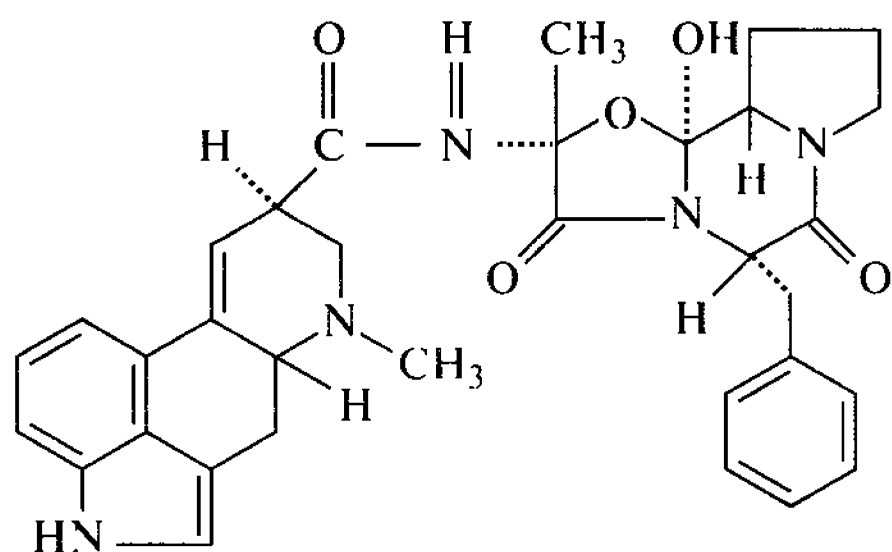


Рис. 46. Алкалоид спорыньи эрготамин

терий, трихотецины — синтез белка у эукариотных микроорганизмов, гризеофульвин — митоз (рис. 45).

Фитотоксины, выделяемые грибами в ткань зараженного растения, вызывают гибель растительных клеток, которые после этого становятся легкой добычей паразита. Токсины ингибируют ферментативные процессы в клетках зараженных растений (например, тентоксин гриба *Alternaria* ингибирует фотосинтетическое фосфорилирование), обладают сильным мембранотропным эффектом и влияют на транспорт веществ через мембраны, трансмембранный перенос ионов (фузариевая кислота, фузикокцин и др.).

Микотоксины разделяют на две группы — токсины микроскопических грибов (микромицетов) и токсины грибов макромицетов, имеющих крупные плодовые тела. Первые особенно опасны у грибов, заражающих растительную продукцию, которая используется в пищу. Например, в склероциях спорыньи накапливаются алкалоиды (гетероциклы, содержащие азот), являющиеся нервно-паралитическими ядами (рис. 46). Они не разрушаются при хлебопечении, поэтому хлеб, выпеченный из муки с примесью размолотых склероциев, крайне опасен. Его использование может вызвать серьезные отравления, часто с летальным исходом. Другой паразит злаков — возбудитель фузариоза колоса. Это гриб *Fusarium*, который выделяет в зерно терпеноидные токсины, также вызывающие серьезные отравления (хлеб, выпеченный из зараженной фузариозом муки, в народе называли «пьяный хлеб», так как он вызывал головокружение, рвоту и другие симптомы, напоминающие сильное алкогольное отравление). Очень опасен токсин желтого аспергилла афлатоксин. Его продуцент в странах с теплым климатом поражает различную сельскохозяйственную продукцию, использование которой в пищу или на корм скоту мо-

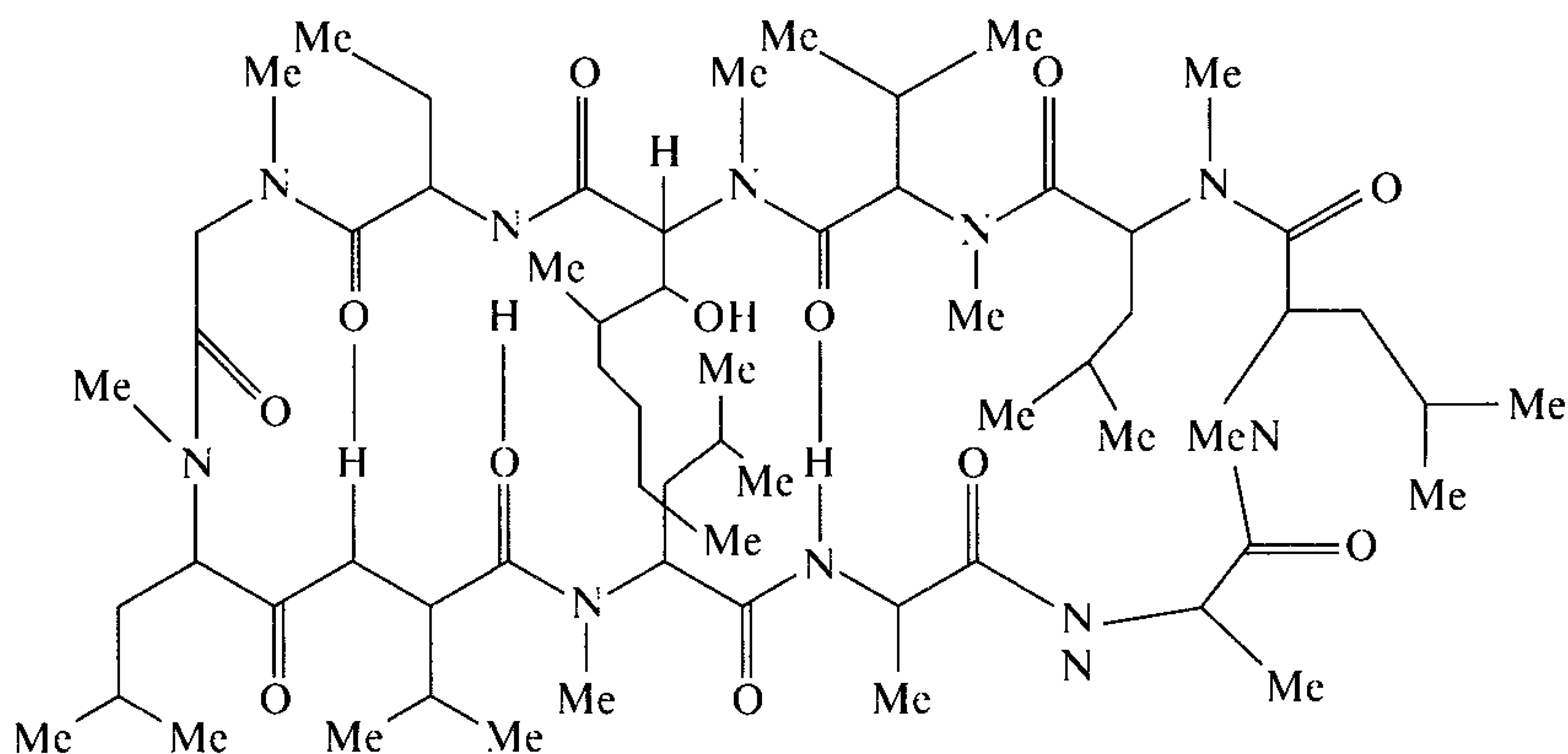


Рис. 47. Грибной антибиотик циклоспорин, ингибирующий иммунные реакции в клетках животных и человека

жет вызвать серьезные поражения печени и других внутренних органов, часто с летальным исходом.

Токсины макромицетов опасны для людей, увлекающихся сбором съедобных грибов, но не умеющих отличить съедобные виды от ядовитых.

Приведем классификацию токсинов макромицетов (по C.J.Alexopuolos, 1998):

А. Токсины, вызывающие деструкцию клеток, повреждение печени, почек и смерть. Симптомы возникают через 6—10 ч после попадания в организм

Группа 1. Смертельные циклопептиды (аманитины) — *Amanita* (бледная поганка), *Galerina.*

Группа 2. Смертельные монометилгидразины (гирометрин) — *Gyromitra* (строчок).

Б. Токсины, влияющие на вегетативную нервную систему.
Симптомы появляются через 20 мин — 2 ч после попадания в организм

Группа 3. Коприны — *Coprinus* (навозник).

Группа 4. Мускарины (потоотделители) — *Clitocybe* (говорушка), *Inocybe.*

В. Токсины, влияющие на центральную нервную систему.
Симптомы появляются через 20 мин — 2 ч после попадания в организм

Группа 5. Кислый мусцимол — *Amanita* (мухомор).

Группа 6. Галлюциногены (псилоцины, псилоцибины) — *Psilicybe,Panaeolus.*

Г. Токсины, раздражающие желудочно-кишечный тракт.
Симптомы возникают через 30 мин — 3 ч после попадания в организм

Группа 7. Желудочно-кишечные яды — многие грибы (*Paxillus* — свинушка и др.).

Токсичность некоторых грибных соединений обусловлена тем, что они подавляют иммунную систему животных или растений, т.е. являются *иммуносупрессорами.* По химической природе большинство таких соединений — циклические пептиды (замкнутые кольца, образованные соединением аминокислот друг с другом). В отличие от белков циклические пептиды, во-первых, низкомолекулярны (образованы из 5—11 аминокислот) и, во-вторых, соединены друг с другом не матричным синтезом на рибосомах, а с помощью специальных ферментов — циклаз. Из подобных соединений наиболее изучен *циклоспорин*, продуцируемый грибом *Tolypocladium* (рис. 47). Его используют в хирургической практике при пересадке органов для подавления иммунных реакций отторжения чужеродного органа.

Фитогормоны. Некоторые грибы-паразиты растений выделяют в зараженную ткань низкомолекулярные соединения, стимулирующие ростовые процессы у растений (деление и растяжение клеток, открывание и закрывание устьиц и др.). Таковы терпеноиды *гиббереллины*, образуемые сумчатым грибом *Gibberella.*

Наследственность

Геномом организма называют все его внутриклеточные структуры, способные к саморепликации и несущие ту или иную наследственную информацию. В грибной клетке к таким структурам относятся *ядра* (*ядерный геном*), *митохондрии* (*митохондриальный геном*), *плазмиды.*

Ядерный геном. У грибов ядерный геном по своему размеру занимает промежуточное положение между геномом бактерий и высших эукариот. Например, пекарские дрожжи имеют 15 хромосом, но каждая хромосома в среднем в 5 раз меньше «хромосомы» кишечной палочки и только в 4 раза больше ДНК Т-фага. В среднем размер генома у грибов на два порядка меньше, чем у высших растений. Число хромосом разных грибов составляет 2—28, но большинство видов имеет 10—12 хромосом. Гораздо более значительные колебания отмечены в размерах ДНК на гаплоидный геном: от 0,015 нг у дрожжей *Saccharomyces* до 8,2 нг у зигомицета *Entomophaga*, т.е. разница в содержании ДНК более чем в 500 раз (у высших растений менее чем в 100 раз). Наименьшие размеры генома имеет аскомицет *Aeshbya gossypii* — 9,7 млн пар нуклеотидов (у сахаромицетных дрожжей — 13,5 млн, у большинства грибов — 25—40 млн). Это самый маленький геном среди всех исследованных эукариот (меньшие размеры ДНК имеют только нуклеоморфы некоторых водорослей, но они находятся не у свободноживующих организмов, а у эндосимбиотических структур).

Структура ядерного генома грибов также промежуточная между бактериальным и геномом высших эукариот. У истинных грибов процент повторяющихся последовательностей низкий (10—15 %); у бактерий они почти отсутствуют, а у высших эукариот составляют значительную часть генома. Повторы в геноме грибов представлены почти исключительно рибосомальными генами. Исключение составляют оомицеты (псевдогрибы), в геноме которых повторы составляют 18—65 %. Грибные интроны (некодируемые последовательности ДНК, вырезаемые перед трансляцией) также более мелкие, чем у высших эукариот. Таким образом, в процентном отношении протяженность ДНК, участвующей в синтезе белков, у грибов больше, чем у высших эукариот.

У многих грибов обнаружены мелкие В-хромосомы. В отличие от нормальных хромосом, число которых постоянно, число В-хромосом у разных штаммов может быть различным. Следовательно, информация, закодированная в В-хромосомах, не обязательна для обеспечения жизнеспособности клеток, но иногда она важна для адаптации к условиям жизни. Например, описаны фитопатогенные грибы, факторы вирулентности которых контролируются В-хромосомами, поэтому штаммы, не имеющие их, могут питаться только растительными остатками.

Митоз у грибов также имеет ряд специфических особенностей.

1. У большинства грибов ядерная оболочка сохраняется во всех фазах митоза (закрытый митоз). 2. Центриоли имеются только у небольшой группы грибов и псевдогрибов, имеющих жгутиковые стадии. У большинства грибов их заменяют более просто устроенные белковые структуры — *полярные тельца веретена* (ПТВ), являющиеся организаторами микротрубочек и обозначающие полюса при митозе. 3. Мелкие хромосомы и быстрое чередование фаз затрудняют микроскопические исследования митоза у многих грибов. Долгое время считали даже, что ядра грибов разделяются амитотически. 4. Несинхронная телофаза часто является причиной того, что в дочерние ядра иногда переходит неравное число хромосом (*явление гетероплоидии*). Особенно часто гетероплоидия обусловлена различием в числе В-хромосом. 5. У большинства грибов митоз не сопряжен с цитокинезом, а у ценотических видов (с неклеточным мицелием) цитокинез вообще редок и связан лишь с образованием

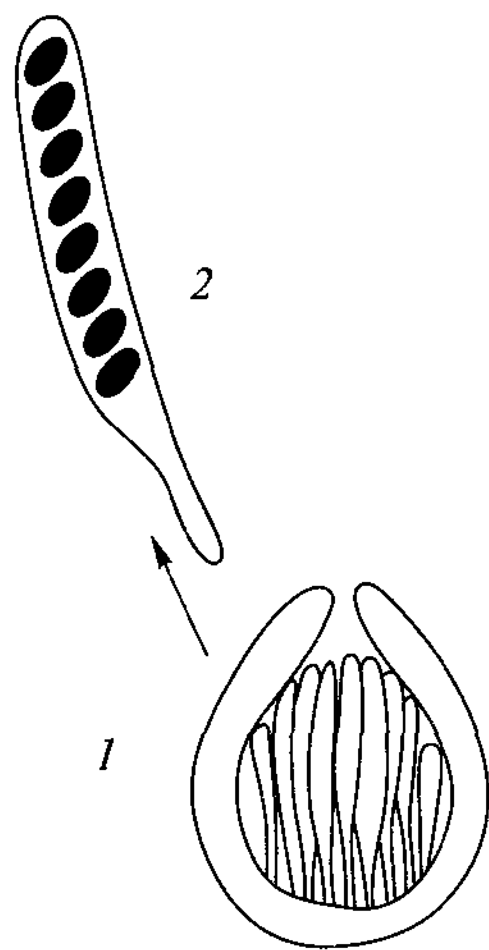


Рис. 48. Перитеций грибов рода *Neurospora* с сумками (*1*) и сумка с восемью зрелыми аскоспорами (*2*)

органов размножения или «ремонтом» поврежденных участков таллома. Поэтому число ядер на клетку, как правило, больше одного и неопределенно.

Половая рекомбинация. У сумчатых и базидиальных грибов зиготическое диплоидное ядро без периода покоя претерпевает редукционное деление, причем участки цитоплазмы вокруг образующихся четырех гаплоидных ядер (тетрады) сразу или после еще одного митотического деления (октады) обособляются, покрываются оболочками и превращаются в мейоспоры. Таким образом, если диплоидное ядро было гетерозиготно по какому-либо гену, то по фенотипу потомства, полученного от каждой из 4 или 8 мейоспор, можно получить не статистически достоверные, как в опытах Г. Менделя с горохом, а истинные соотношения генов у родителей. Если фенотипический признак у родителей контролировался одним гетероаллельным геном (аллели *А* и *а*), то расщепление в тетрадном потомстве составит 2*А* : 2*а*, в октадном — 4*А* : 4*а*. Генетический анализ, основанный на изучении фенотипов непосредственных продуктов мейоза, называется *тетрадным*. Он разработан для сумчатых грибов и широко применяется в генетике. У многих сумчатых грибов мейоспорангий (сумка) имеет удлиненную форму, 8 спор находятся в нем в линейном порядке (как горошины в бобе), причем в процессе мейотических и митотических делений плоскости веретена всегда ориентированы строго параллельно длинной стороне сумки (рис. 48) На этом основании анализ потомства ядер, выделенных в том же порядке, в каком они находились в сумке, позволяет получить важную генетическую информацию о сцеплении изучаемых генов и наличии кроссинговеров между ними, а также между генами и центромерами и др.

Гетерокариоз. Ранее было отмечено, что 1) многие грибы содержат более одного ядра в клетке; 2) клетки разделены неполными перегородками, и через пору в ней ядра могут мигрировать из одной клетки в другую; 3) гифы внутри одной колонии и двух разных колоний могут сливаться (анастомозировать), в результате чего возможен обмен ядрами разных штаммов. Эти свойства привели к тому, что у грибов чрезвычайно широко распространено явление разноядерности, или гетерокариоза, при котором в одной клетке длительное время сохраняются ядра, гетероаллельные по некоторым генам. Гетерокариоз заменяет гаплоидным грибам гетерозиготность, так как в гетерокариотических гаплоидных клетках, как и в гетерозиготных диплоидных, имеют место доминантно-рецессивные отношения (маскировка рецессивного фенотипа доминантным). Однако если у гетерозиготных диплоидов соотношение аллельных генов жестко детерминировано и равно 1 : 1 (только у полиплоидов может быть иное соотношение аллелей), то при гетерокариозе число ядер в клетке непостоянно и соотношение аллелей может меняться, в частности, при изменении условий жизни. Это способствует быстрой адаптации к меняющимся условиям. «Гетерокариоз — гибкий механизм физиологической адапта-

ции, суть которого заключается в количественных изменениях качественно фиксированного множественного генома» (Р. Станиер).

Парасексуальный процесс. Иногда гаплоидные ядра в многоядерных вегетативных клетках сливаются, вследствие чего образуются диплоидные ядра. Это явление очень редкое, не превышающее одного ядра на миллион, однако вследствие огромного числа ядер в талломах постоянно встречается в грибных популяциях. Если в гетерокариотичных клетках сливаются ядра, гетероаллельные по какому-либо локусу, возникает гетерозиготное диплоидные ядро. Оно может попасть в спору и дать начало диплоидному гетерозиготному клону. В процессе митозов диплоидные ядра могут возвращаться в гаплоидное состояние вследствие потери одного набора хромосом или в них может происходить обмен участками хромосом, подобный тому, который происходит при мейозе (митотический кроссинговер). Оба процесса сопровождаются рекомбинацией родительных генов и, следовательно, фенотипов. Рекомбинация без полового процесса получила название *парасексуальной* (псевдополовой).

Ядерные циклы. Жизненные циклы грибов также разнообразны, как и сами грибы. Основные циклы следующие.

1. *Бесполый цикл.* Цикл характерен для огромной группы (несколько десятков тысяч видов) несовершенных грибов, утративших половое размножение. Деление их ядер исключительно митотическое (митотические грибы), поэтому плоидность ядер неизвестна.

2. *Гаплоидный цикл.* Ядра в вегетативном талломе гаплоидные. Диплоидная зигота (обычно после периода покоя) делится мейотически (зиготический мейоз) — зигомицеты, многие хитридиомицеты.

3. *Гаплоидный цикл с ограниченным дикарионом.* После слияния гаметангиев или гамет происходит сдвоение и синхронное деление ядер, полученных от двух родителей (стадия дикариона). После этого ядра сливаются и мейотически делятся без периода покоя. Мейоспоры дают начала новым талломам. Таковы большинство аскомицетов. У этих грибов отсутствует пул скрытой изменчивости, так как все рецессивные мутации сразу проявляются фенотипически.

4. *Гаплоидно-дикариотический цикл.* Цикл сходен с предыдущим, но стадия дикариона длительная, часто доминирующая в цикле (большинство базидиомицетов).

5. *Гаплоидно-диплоидный цикл.* Изоморфная смена генераций у грибов (изложена в разделе, посвященном водорослям) в отличие от водорослей встречается редко и описана у некоторых водных хитридиомицетов.

6. *Диплоидный цикл.* Вегетативный таллом диплоидный, мейоз происходит при формировании гаметангиев или гамет (гаметический). Характерен для оомицетов и некоторых сумчатых дрожжей. У этих грибов, как и у высших эукариот, возможно скрытое сохранение рецессивных мутаций в гетерозиготных ядрах и их появление в потомстве после половой или парасексуальной рекомбинации.

Митохондриальный геном. В митохондриях грибов содержится митохондриальная (мт) ДНК. Она представляет собой·набор кольцевых молекул ДНК размером от 20 до 100 тыс. нуклеотидных пар. Наиболее глубоко исследован мт-геном у дрожжей *Saccharomyces cerevisiae.* У них 20—70 молекул мтДНК (от 5 до 30% всего генома) упакованы в один или несколько нуклеоидов.

Митохондриальная ДНК содержит гены, необходимые для синтеза собственных белков (гены рибосомальной и транспортных РНК), а также компонентов дыхательной цепи (цитохромоксидазы, АТФазы и др.). Мутации или делеции (выпадения) мт-генов часто приводят к гибели или изменению фенотипа (низкая скорость роста, снижение активности дыхания и др.).

Плазмиды и вирусы. В геномах грибов помимо ядерного и митохондриального геномов обнаружены и другие самореплицирующиеся элементы — плазмиды и вирусы. Они содержат кольцевые или линейные молекулы ДНК или РНК, находятся в ядре, митохондриях или в цитоплазме и могут влиять на фенотипические признаки грибов. Например, некоторые митохондриальные кольцевые плазмиды вызывают у сумчатых грибов гибель мицелия, достигшего определенного возраста (феномен старения). Наличие многих вирусов (все вирусы грибов имеют в отличие от клеточных организмов двухцепочечную молекулу РНК) вызывает дегенерацию мицелия и плодовых тел, потерю способности заражать восприимчивые растения (гиповирулентность) и другие симптомы.

Вегетативная несовместимость. При лабораторных исследованиях выделенных из природы штаммов многих видов грибов оказалось, что часто их гифы не сливаются или же погибают после слияния. Это явление получило название *гетерокарионная*, или *вегетативная, несовместимость*, так как она препятствует формированию гетерокарионов. Вегетативной несовместимостью управляет специальная группа генов, причем если любая пара генов у двух штаммов гетероаллельна, то эти штаммы будут несовместимы. Полагают, что вегетативная несовместимость защищает штаммы грибов от заражения плазмидами и вирусами, переносимыми через анастомозы.

Питание грибов

В начале раздела были перечислены специфические морфофизиологические черты, которые обусловлены осмотрофным типом питания грибов. Рассмотрим, как питательные вещества, находящиеся в окружающей среде, перевариваются грибами и поступают в клетки.

Питание большинства грибов происходит за счет растений, поэтому они имеют активные ферменты, разлагающие структурные и запасные полисахариды в живых растениях и растительных остатках. Таковы *пектиназы*, разрушающие полигалактуроновую кислоту (пектин) на низкомолекулярные олигогалактурониды, *ксиланазы*, *целлобиазы* и *целлюлазы*, разрушающие целлюлозу и гемицеллюлозу — основные углеводные компоненты клеточной стенки растений, *амилаза*, разлагающая крахмал, и др. Второй после целлюлозы по массе компонент растительных клеток — *лигнин*, представляющий собой трехмерный полимер ароматических колец. Особенно много его в одревесневших клетках. Лигнин — самый стойкий растительный полимер, и только грибы (главным образом, древоразрушающие трутовики) имеют ферменты *лигназы*, разрушающие лигнин. Многие грибы-паразиты выделяют ферменты *кутиназы*, разрушающие эфирные связи в воске-кутине, покрывающем эпидермис растений. Грибы-паразиты, поражающие покровы животных и человека (кожу, волосы, перья), выделяют ферменты, разрушающие белок кератин, из которого построены покровы.

Большинство из перечисленных ферментов в целях энергетической экономии синтезируются клетками не постоянно, а только при наличии в среде соответствующего вещества (например, если в окружающей среде нет пектина, то пектиназа не синтезируется). Они не конститутивны, а подвержены субстратной индукции. Кроме того, они не образуются, если в среде есть смесь питательных веществ с более благоприятными соединениями энергетического обмена (катаболиты). Например, конечный продукт разрушения большинства полисахаридов — глюкоза, поэтому в среде, в которой кроме пектина или целлюлозы содержится глюкоза, пектиназы и целлюлазы не вырабатываются. Вряд ли целесообразно производить сложные химические процессы для получения глюкозы, если она уже имеется в среде роста. Такая регуляция называется *катаболитной репрессией.*

Продукты деградации полимеров поступают в клетки тремя путями: 1) в растворенном виде вследствие высокого тургорного давления, которое развивает грибная гифа, всасывающая окружающие растворы подобно насосу; 2) пассивно, по градиенту концентрации вещества, ибо в грибной клетке глюкоза и другие мономеры быстро включаются в отсутствующие в среде метаболиты — трегаллозу, сахароспирты и др.; 3) активно, с помощью специальных белковых молекул-транспортеров, находящихся в плазмалемме и клеточной стенке.

Рост и развитие

Мицелиальный рост. Рост мицелия начинается с прорастания споры. Вначале росток несептирован, перед образованием первой перегородки на стадии 8 ядер проходит 3 деления ядра. Рост мицелия строго апикальный. В кончике гифы скапливается множество покрытых мембранами пузырьков — микровезикул, в которых к точке роста транспортируются строительные материалы (различные моносахара) и ферменты, необходимые для их полимеризации. Например, в микровезикулах, названных *хитосомами*, транспортируется неактивная форма фермента хитинсинтетазы, соединяющая отдельные молекулы ацетилглюкозамина в линейные полимеры — *хитин.* При контакте с плазмалеммой кончика гифы пузырьки сливаются с ней и выливают в пространство между стенкой и плазмалеммой содержимое. Здесь фермент активируется. В транспорте везикул участвуют элементы цитоскелета — микротрубочки и микрофиламенты. Кроме ферментов-строителей в процессах роста участвуют ферменты-разрушители — глюканазы, хитиназы и др., которые размягчают каркас клеточной стенки, позволяя достраивать его новыми полимерами. Эти же ферменты необходимы для ветвления гиф: в определенных местах они разрыхляют стенку, которая под давлением клеточного содержимого образует вырост. Между отдельными ветвями возникают анастомозы, армирующие колонию.

Дрожжевой рост. Вегетативный цикл дрожжей сахаромицетов включает следующие фазы: митотическое деление ядра, образование почки, миграция дочернего ядра в почку, отделение почки от материнской клетки, увеличение размеров дочерней клетки. Весь цикл продолжается немногим более полутора часов. В процессе отделения почки большое значение имеет синтез хитина.

Хитин — минорный компонент клеточной стенки дрожжей-сахаромицетов. Небольшое его количество (1—2 % от веса стенки), равномерно распределен-

ное в оболочке, важно для поддержания ее структурной целостности. При почковании образуется хитиновое кольцо, опоясывающее почку. После формирования почки между ней и материнской клеткой откладывается хитиновая пластинка, которая при разделении клеток расщепляется ферментом хитиназой.

Дрожжевая клетка не может почковаться бесконечно. Число прошедших делений можно установить по хитиновым кольцам, остающимся на месте отделения почки (рис. 49). В популяции дрожжевых клеток, находящихся в логарифмической фазе роста, 50 % составляют «девственные» клетки, 25 % — клетки, претерпевшие одно деление, 12,5 % — клетки, образовавшие две почки, и т.д. Следовательно, многократно почковавшиеся (более 20 раз) клетки составляют ничтожную часть популяции. Старые клетки крупнее молодых.

Мицелиально-дрожжевой диморфизм. Многие грибы могут менять свой морфологический статус, т.е. существовать в мицелиальной или дрожжевой форме. Это явление называется мицелиально-дрожжевым диморфизмом и обусловлено различными причинами, перечисленными ниже.

1. ***Физиология питания.*** Мицелиальные формы дейтеромицетов из рода *Verticillium* живут как сапротрофы в почве, но могут заражать корни, проникать в сосуды ксилемы восприимчивых растений и существовать там в дрожжеподобной форме, вызывая увядание (вилт) пораженного растения. Дейтеромицет *Candida albicans* — возбудитель глубоких микозов человека. На большинстве питательных сред он растет в дрожжевой форме (эллипсоидальные бластоспоры). Сыворотка млекопитающих, температура 37 °С и некоторые другие факторы индуцируют мицелиальный рост.

2. ***Состояние ядер в клетках.*** Базидиальные головневые и сумчатые тафриновые грибы образуют в зараженных тканях растений хорошо развитый мицелий, клетки которого содержат по два ядра (дикарионы). Такой мицелий не может расти на искусственных питательных средах. Одноядерные споры этих грибов размножаются почкованием, образуют дрожжеподобные колонии на искусственных средах и не способны заражать растения.

3. ***Газовый состав среды.*** Некоторые зигомицеты из рода *Mucor* в аэробных условиях существуют в мицелиальной форме, а в анаэробных — в дрожжевой.

Таким образом, мицелиально-дрожжевой диморфизм сопровождается кардинальной перестройкой морфологии, физиологии и метаболизма. При пере-

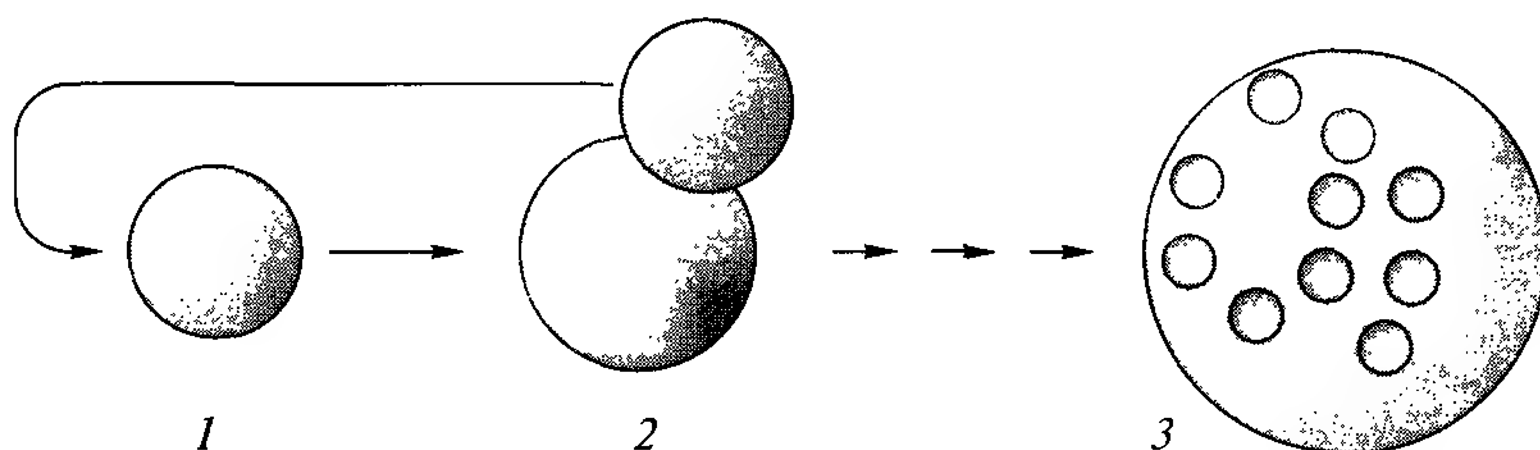


Рис. 49. Почкование дрожжей:

1 — молодая клетка; *2* — клетка после одного почкования; *3* — старая, многократно почковавшаяся клетка. Число почкований можно установить по хитиновым рубцам (кольцам), остающимся в местах отделения почки

ходах из одной формы в другую изменяются физиология важнейших энергетических процессов (дыхание — брожение), образ жизни (паразитический или сапротрофный), химический состав клеточной стенки и мембраны. В частности, в мицелиальной форме доминирующими полисахаридами клеточной стенки являются глюканы, а в дрожжевой — маннаны.

Бесполое размножение

Бесполое размножение грибов может осуществляться подвижными и неподвижными спорами. Зооспоры образует небольшое число грибов, водных и наземных, у которых отчетливо прослеживаются генетические связи с водными. Структура жгутиков у зооспор оомицетов и гифихитриевых аналогична описанной для охрофитовых водорослей, а у хитридиомицетов будет рассмотрена при описании этой группы грибов. Большинство видов грибов размножается неподвижными спорами, что указывает на их очень давний выход на сушу. Споры могут формироваться *эндогенно* в спорангиях (*спорангиоспоры*) или экзогенно (*конидии*). Эндогенные споры освобождаются только после разрушения спорангия, что происходит обычно при его намокании. Обычно в спорангиях формируется большое количество (тысячи) спор, однако некоторые виды образуют мелкие спорангии (*спорангиоли*), в которых находится лишь несколько спор (иногда одна). В последнем случае оболочки спорангиоли и споры могут срастаться и тогда эндогенная спора функционирует как экзогенная. Это свидетельствует о первичном возникновении эндогенных спор, которые были предшественниками экзогенных.

Конидии образуются у большинства видов грибов (аскомицеты, базидиомицеты, некоторые зигомицеты). Несовершенные грибы, или дейтеромице-

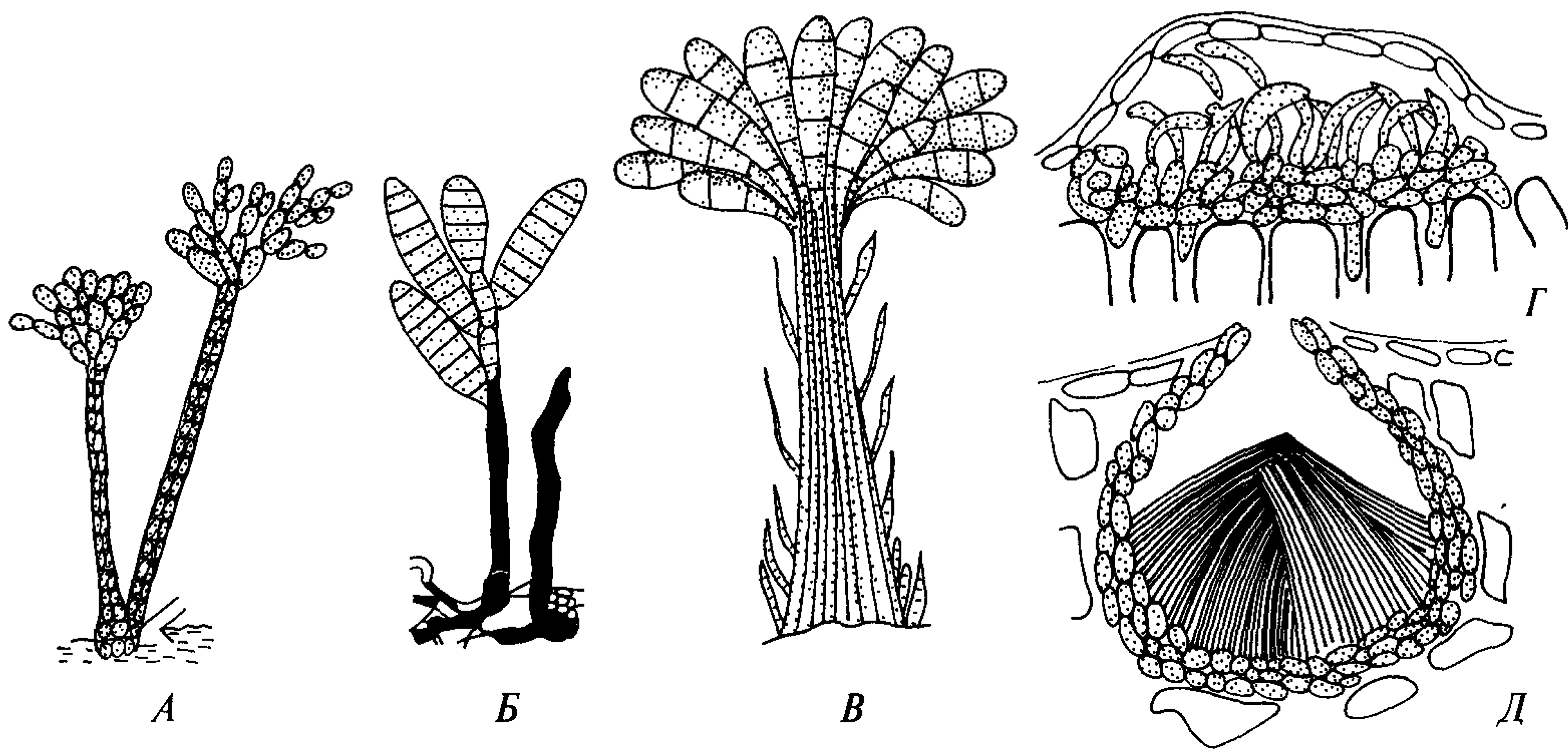


Рис. 50. Способы формирования конидиеносцев:
А, *Б* — одиночные конидиеносцы; *В* — коремия (синнема); *Г* — ложе (ацервулюм); *Д* — пикнида

ты, размножаются только конидиями. Они могут быть бесцветными (гиалиновыми) или темноокрашенными (меланизированными), одноклеточными или с перегородками, одно- или многоядерными, формироваться одиночно, в головках или в цепочках. Формируются они на конидиеносцах, которые могут представлять собой недифференцированные гифы или специальные выросты, специфичные по форме (булавовидные, древовидно-разветвленные и др.). У многих видов грибов конидиеносцы расположены на мицелии группами, защищенными специальными сплетениями гиф мицелия (ложа, пикниды) (рис. 50).

Большой интерес представляет и процесс формирования конидий (конидиегенез). По способу образования выделяют *таллоконидии* и *бластоконидии*. При талломном (таллическом) способе конидия развивается из целой клетки, которая целиком превращается в спору; изменение размеров и формы конидии происходит уже после ее отделения перегородкой от конидиеносца. При бластическом конидиеобразовании спора приобретает свои форму и размеры до отделения перегородкой от конидиогенной (материнской) клетки, и на ее образование идет не все содержимое клетки, которая, следовательно, может участвовать в формировании нескольких конидий. В этом заключается принципиальная разница между двумя типами конидиогенеза: при таллическом конидиогенная клетка не пролиферирует, а при бластическом она претерпевает многократные митотические деления, давая *клон* одинаковых спор, подобно стволовым клеткам млекопитающих.

Таллоконидии в свою очередь разделяют на *холоталлические* и *артрические*. Первые представляют собой терминальные или интеркалярные сегменты гифы, покрытые толстой, обычно меланизированной клеточной стенкой (хламидоспоры). Вторые — *артроспоры*, образующиеся расчленением растущей гифы на отдельные споры (рис. 51).

Бластоспоры образуются в результате локального разрастания конидиогенной клетки. Они имеют собственную (внутреннюю) клеточную стенку, которая находится под наружной стенкой конидиогенной клетки, окружающей конидию (*холобластические конидии*), или же стенка материнской клетки разрывается, так что конидия покрыта только собственной стенкой (*энтеробластические конидии*). Конидии образуются одиночно, гроздьями или в цепочках. Цепочки могут быть двух типов. *Акропетальная* цепочка образуется

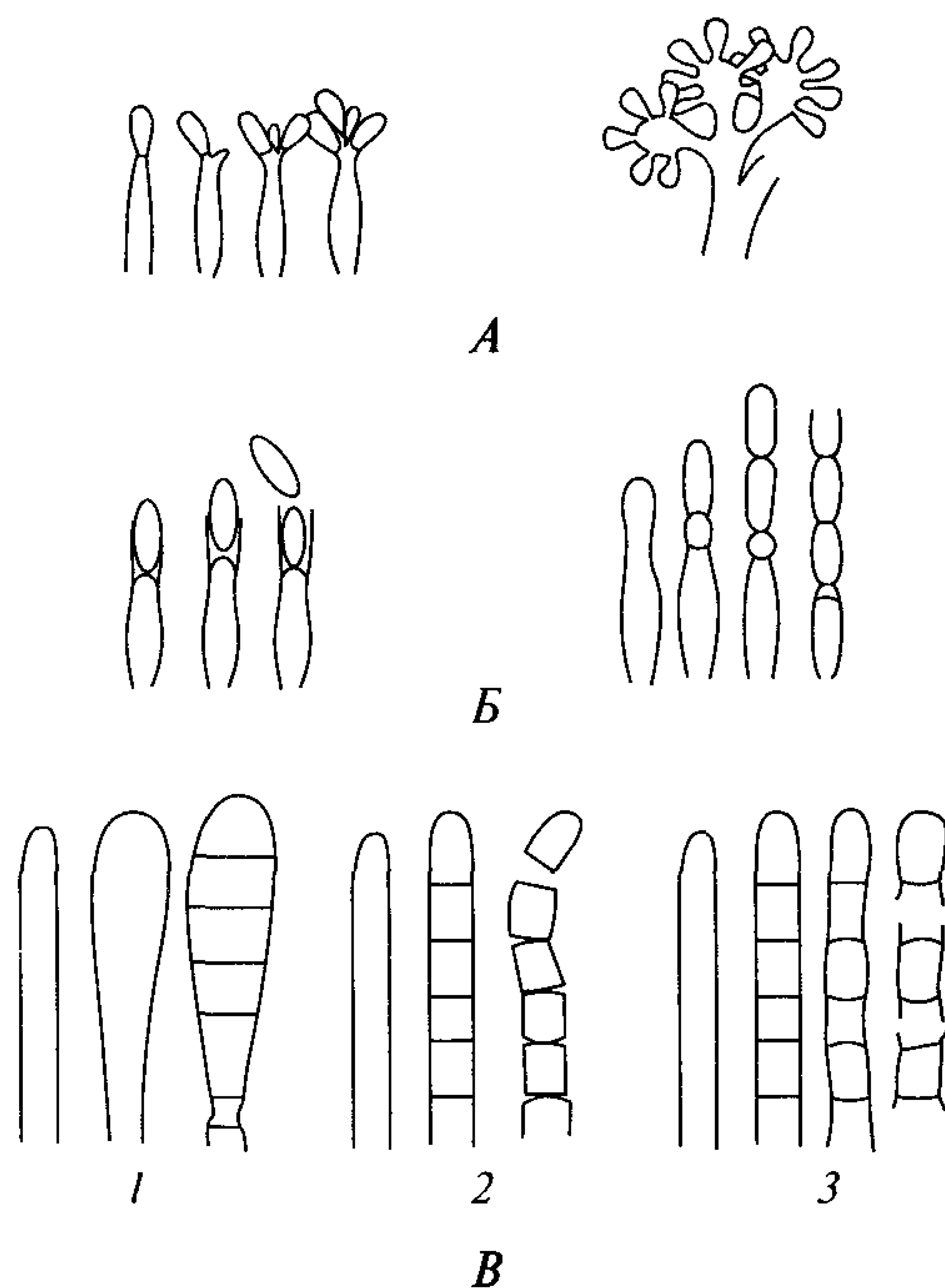


Рис. 51. Типы конидиогенеза:

А, *Б* — бластогенез (бластоспоры): холобластические (*А*); энтеробластические (*Б*); *В* – таллогенез (артроспоры): холоталлические споры (*1*); холоартрические (*2*); энтероартрические (*3*)

после того, как первичная конидия превращается в конидиогенную клетку и выдувает следующую, которая также способна отпочковать следующую конидию и т.д., вследствие чего размеры конидий уменьшаются от первой, самой старой споры к последней. Такой способ образования цепочек характерен для холобластических конидий. *Базипетальная* цепочка характеризуется тем, что конидиогенная клетка (*фиалида*) последовательно выдувает все новые конидии, которые отодвигают предыдущие, так что размеры конидий уменьшаются от последней, самой старой споры к первой. Этот процесс характерен для энтеробластических конидий.

Половое размножение

Морфология. Самый распространенный тип полового процесса, причем наиболее простой, — слияние двух недифференцированных на гаметы вегетативных клеток, называемый *соматогамия*. Подобный тип полового процесса характерен для аскомицетных дрожжей, многих базидиомицетов и других грибов. Иногда он протекает даже без слияния клеток, простым слиянием ядер внутри клетки. Более сложному половому процессу предшествует обособление участков мицелия партнеров (гаметангиев), которые затем сливаются. Такой половой процесс, *гаметангиогамия*, характерен для многих зиго- и аскомицетов. Наконец, у грибов встречается и обычная для других эукариотных организмов *гаметогамия*, т.е. слияние специализированных гамет.

Классические изо- и гетерогамия, характерные для водорослей, встречаются только у низших грибов — хитридиомицетов. Классическая оогамия у грибов отсутствует вообще. Даже оомицеты, названные так вследствие наличия у них оогамии, не имеют мужских гамет (сперматозоидов или спермациев), а яйцеклетки в оогонии лишены собственной клеточной стенки и названы *оосферами*. У некоторых видов сумчатых грибов имеется оогоний (но без женских гамет яйцеклеток, т.е. представляющий собой гаметангий), но отсутствует антеридий, так что оплодотворение происходит вегетативной гифой. У других аскомицетов и базидиомицетных ржавчинных грибов имеются мужские гаметы — спермации, но отсутствуют женские гаметы, а иногда и гаметангии (сперматогамия). У некоторых видов спермации несут двойственные функции — мужских гамет и спор бесполого размножения (конидий).

Регуляция. По генетической и физиологической регуляции можно выделить несколько типов полового процесса.

Гинандромиксис. Этот процесс характерен для двудомных оомицетов, у которых оогонии и антеридии образуются на разных талломах. Если генетически однородный штамм выращивать в монокультуре, то он размножается только бесполыми спорами. При нахождении рядом двух штаммов начинаются морфогенетические изменения под действием химических выделений стероидной природы — половых феромонов. Феромон антеридиол индуцирует образование антеридиев у партнера, а оогониол — оогониев. После этого происходит встречный рост мицелиев и фертилизация оогониев антеридиями. Известно, что половые гормоны высших млекопитающих — мужские андрогены и женские эстрогены — также имеют стероидную природу (рис. 52). Таким образом, из двух совместно выращиваемых штаммов один функционирует как муж-

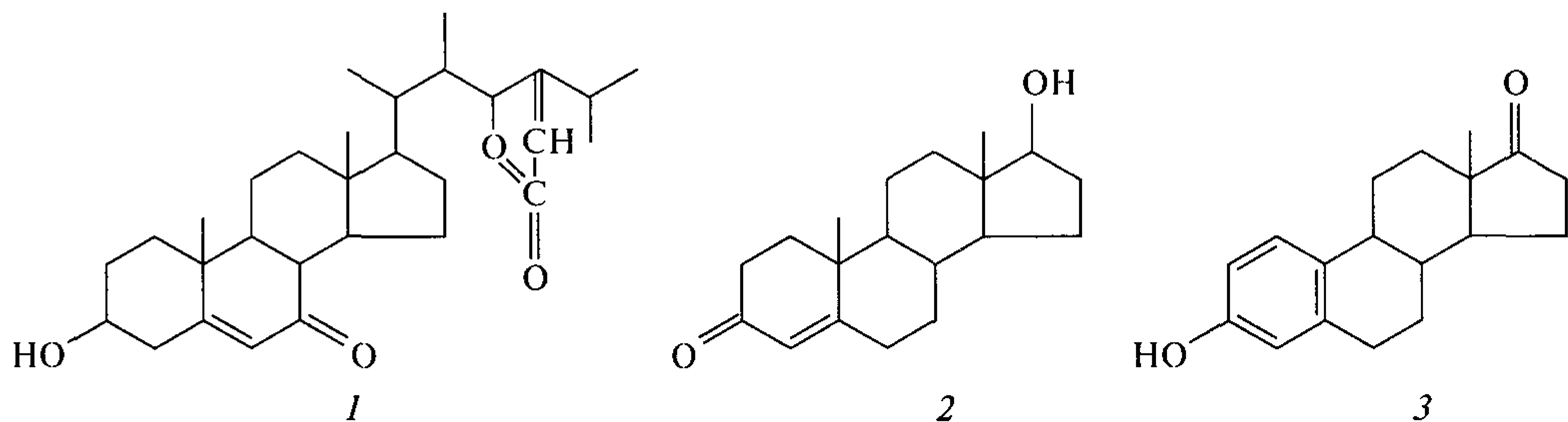


Рис. 52. Половой феромон оомицета (*Achlya*) антеридиол (*1*) и половые гормоны млекопитающих: женский эстроген (*2*) и мужской андроген (*3*)

ской, а другой — как женский. Однако если попарно выращивать серию природных штаммов, то можно обнаружить, что штамм, функционирующий как мужской в одной паре, становится женским в другой, т.е. для этих грибов характерна относительная сексуальность (гинандромиксис, от слов «гина» — женский и «андрос» — мужской). Будет ли штамм образовывать антеридии или оогонии, зависит от количественного соотношения оогониола и антеридиола у самого штамма и его партнера.

Димиксис, или гетероталлизм. По терминологии, предложенной американским микологом А. Блексли (1904), грибы могут быть гомо- или гетероталличными. У гомоталличных видов генетически однородное потомство одной споры может пройти весь жизненный цикл, включая половое размножение, т.е. при половом процессе сливаются генетически идентичные ядра внутри мицелия. У гетероталличных видов для прохождения полового цикла необходимо на каком-то этапе (различном у разных видов грибов) слияние потомков двух генетически различных спор (и, следовательно, их ядер). Для половой совместимости двух штаммов необходимо генетическое различие (гетероаллельность) в определенных локусах, названных *локусами спаривания*, или *mat-локусами* (от англ. mating — спаривание). У большинства грибов (зиго-, аско- и некоторых базидиомицетов) имеется один локус спаривания с двумя аллелями. Локус спаривания состоит из нескольких генов, которые управляют синтезом половых феромонов, влияющих на морфогенез партнера, и рецепторов на мембране, связывающих феромон партнера. Такой гетероталлизм называют *однофакторным*, или *биполярным*. Аллели локуса спаривания у разных видов грибов обозначают знаками «+» и «–», *A* и *B*, *A1* и *A2*, *A* и *a*, *a* и α и т.д. Потомство таких грибов после мейоза разделяется на две самонесовместимые, но взаимно совместимые группы в соотношении 1 : 1, т.е. вероятность родственного (инбридинга) и неродственного (аутбридинга) скрещивания составляет 50 %, как и у двуполых высших эукариот.

В геноме многих высших базидиальных грибов (макромицетов) имеется два локуса спаривания — *A* и *B*, причем совместимы друг с другом только штаммы, гетероаллельные по обоим локусам (A_x B_x совместим с A_y B_y, но не с A_x B_y и A_y B_x). Их гетероталлизм называют *двухфакторным*, или *тетраполярным*. Двухфакторный гетероталлизм снижает вероятность инбридинга до 25 % (из 4 аллельных вариантов гибридного потомства — A_x B_x, A_y B_y, A_x B_y, A_y B_x — только два взаимно совместимы), т.е. препятствует близкородственным скрещиваниям.

Диафоромиксис. Для этого типа характерно наличие не двух, а многих аллелей локуса спаривания, случайно встречающихся у разных штаммов, слагающих популяцию. Каждое аллельное состояние контролирует синтез различающихся по конфигурации феромонов и рецепторов к ним. Такой контроль спаривания также имеют только высшие базидиальные грибы. Он обеспечивает практически полную (100 %) вероятность аутбридинга, так как штаммы, имеющие разные аллели, взаимно совместимы, а аллелей очень много. Поскольку большинство диафоромиктических видов имеют тетраполярный гетероталлизм, снижающий вероятность близкородственных скрещиваний, такие грибы, подобно высшим эукариотам, образуют панмиксные гибридные популяции.

Плеоморфизм

Для многих грибов характерно явление *плеоморфизма* — формирования в жизненном цикле нескольких спороношений разного облика. Половое спороношение (*телеоморфа*) обычно бывает только одно, а бесполых спороношений (*анаморф*) может быть одно или несколько. Например, гриб анаморфного рода *Fusarium* образует два типа конидий — крупные, многоклеточные, серповидной формы *макроконидии* и эллипсовидные одноклеточные *микроконидии*. Телеоморфа может отсутствовать, так что спороношения представлены одной или несколькими анаморфами. При этом найти правильное место таким грибам в системе (которая строится преимущественно на основании строения телеоморф) бывает иногда очень сложно. В связи с этим для плеоморфных грибов допускается употребление самостоятельных названий каждой стадии, но при этом название телеоморфы распространяется на все стадии, а название анаморфы относится только к соответствующей стадии. В частности, такие широко известные грибы, как аспергилл (*Aspergillus*) и пеницилл (*Penicillium*), — это, строго говоря, название не грибов, а анаморф некоторых аскомицетов. Названия же этих грибов (телеоморф) — *Talaromyces*, *Eurotium* и др. У многих видов телеоморфа вообще не известна и названия для нее нет. Совокупность анаморф высших грибов, прежде всего аскомицетов, составляет группу (формальный отдел) *несовершенных грибов*, или *дейтеромицетов* (Fungi imperfecti, Deuteromycota). Вследствие отсутствия мейоза в ядерном цикле их называют митотическими грибами. При отсутствии телеоморфы единственная возможность установить их принадлежность к тому или иному таксону аскомицетов — сравнение их рибосомальных генов со структурой соответствующих генов аскомицетов.

Экология грибов

Грибы обитают повсеместно: в воде, почве, на древесине и растительном опаде, на живых тканях растений и животных. Этому способствует ряд особенностей, наиболее важные из которых следующие:

1. Наличие у большинства грибов мицелиальной структуры, обеспечивающей большую величину отношения поверхности гиф к их объему. Это позво-

ляет полнее заселять субстрат и дает высокую степень контакта с окружающей средой.

2. Значительные скорости роста и размножения, дающие возможность грибам в короткие сроки заселять обширные массы субстратов, накапливать большое число спор и распространять их на огромные расстояния.

3. Высокая метаболическая активность, проявляющаяся в широком диапазоне действия различных факторов окружающей среды (температуры, влажности, света, аэрации и т.д.).

4. Значительная генетическая и биохимическая изменчивость (экологическая пластичность), позволяющая грибам быстро адаптироваться к меняющимся условиям среды обитания и новым субстратам.

5. Способность быстро реагировать на действие неблагоприятных факторов среды переходом к покоящимся структурам (анабиозу), возможность длительно пребывать в нем, не теряя жизнеспособности, и также быстро переходить к активной жизнедеятельности при наступлении благоприятных условий.

Экологические классификации грибов основаны на двух подходах — *трофическом* (на основе способа питания — паразитический, симбиотрофный, сапротрофный, а также заселяемых субстратов — гумусовые сапротрофы, подстилочные сапротрофы и проч.) и *топическом* (на основе среды обитания, например, почвенные, водные грибы).

Трофическая классификация

Грибы-паразиты. Связь грибов с растениями возникла на ранних этапах эволюции растений и сыграла большую роль в становлении современных фитоценозов. В частности, грибы-паразиты регулируют численность отдельных видов растений и способствуют формированию сложных многовидовых фитоценозов. Они наиболее сильно поражают массовые виды и, снижая их численность, позволяют развиваться менее конкурентоспособным видам. Если последние становятся массовыми, они тоже начинают сильно поражаться. Так создается устойчивое равновесие видов в фитоценозах.

Отдельные группы грибов паразитируют на животных. Среди оомицетов, зигомицетов и аскомицетов есть большие таксоны, представители которых специализированы к поражению насекомых. Следовательно, в каждой из этих групп был единый предок, перешедший к паразитированию на насекомых, а его потомство иррадиировало в большой (иногда более 1 000 видов) таксон. Паразиты и хищники нематод и других беспозвоночных животных обычно живут в почве, питаясь сапротрофно растительными остатками и почвенным гумусом, но при наличии жертвы могут нападать на нее, т.е. их паразитизм не облигатный, а факультативный (не обязательный). Небольшая группа грибов, нормально живущих в почве как сапротрофы, может заселять покровы позвоночных животных (кожу, ногти, волосы, перья) и жить там как паразиты. Кроме того, есть так называемые *микофильные* грибы, паразитирующие на других видах грибов — плодовых телах макромицетов (все грибники видели заплесневевшие «грибы») и мицелии микромицетов.

Грибы-симбионты. Эти грибы связаны почти исключительно с растениями. Как и паразиты, они питаются содержимым клеток растений, но наряду с приносимым вредом, они придают растению-хозяину ряд полезных свойств.

Если приносимая польза превышает вред, зараженные растения становятся более жизнеспособными и конкурентоспособными. Известны две группы микосимбионтов растений — живущие в корнях *микоризные грибы* и живущие в надземных частях *эндофитные грибы*.

Микоризные грибы. Длительное присутствие определенных грибов в ризосфере (участках почвы вокруг корней), ризоплане (на поверхности корней) и в клетках корня привело к возникновению симбиотических взаимоотношений, полезных как грибу, так и растению. Гриб питается продуктами фотосинтеза и частично защищен тканями корня. Польза для растения: 1) увеличивается объем всасывающей поверхности за счет мицелия, выходящего в окружающее пространство, часто на большое расстояние от корня; 2) микоризные грибы переводят в усвояемую для растения форму труднодоступные соединения фосфора; 3) из мицелия в растения поступают синтезируемые грибом биологически активные соединения — витамины, гормоны и др.; 4) микориза защищает корни от потенциальных почвенных патогенов вследствие образования механической преграды (мицелиального чехла вокруг корня), выделения антибиотиков и активизации защитных свойств самого растения.

Известно несколько типов микоризных ассоциаций — *эндомикориза*, *эктомикориза* и *эндо-эктомикориза* (рис. 53).

При *эндомикоризе* гифы частично находятся внутри корня (в клетках и межклетном пространстве) и частично выходят в почву. Такая микориза широко

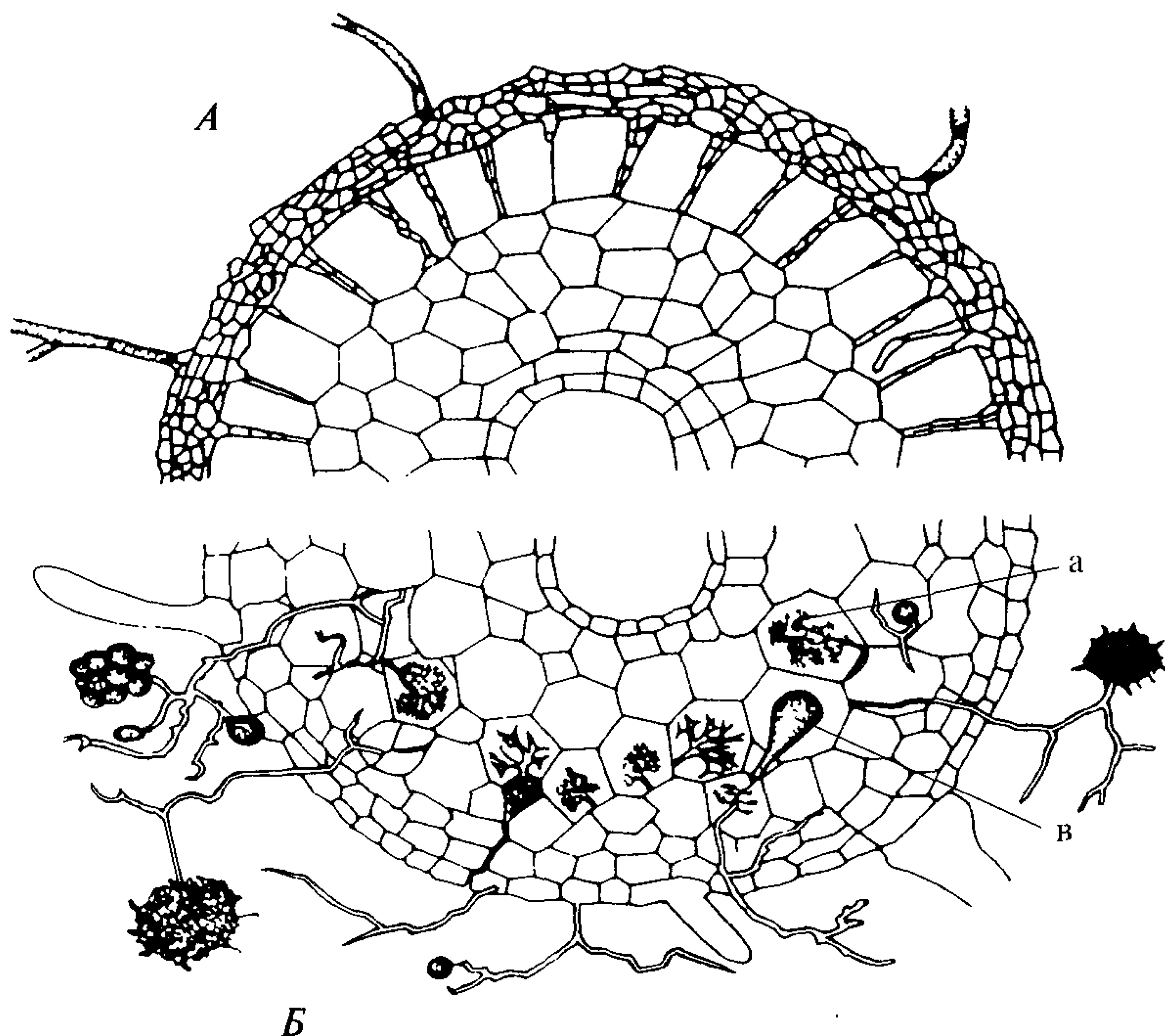


Рис. 53. Типы микориз:

А — эктотрофная базидиомицетная с мицелиальным чехлом, окружающим кортекс корня, и гифами в периферийных клетках; *Б* – эндотрофная зигомицетная с формирующимися во внутренних клетках корня грибными структурами арбускулами (а) и везикулами (в)

распространена среди архегониальных и покрытосеменных травянистых растений. Чаще всего ее вызывают зигомицеты из порядка *Glomales*, которые формируют в клетках зараженных корней древовидно-разветвленные выросты мицелия (арбускулы), почему и микориза называется *арбускулярной*. Это наиболее древний тип микоризы: ее имели вымершие растения — риниофиты, жившие в силуре и нижнем девоне. Микоризные ассоциации способствовали адаптации первичных наземных растений к существованию вне воды. Эндотрофную микоризу орхидных растений образуют базидиальные грибы, клубочки гиф которых находятся в зараженных клетках корня. Проростки орхидей не могут развиваться при отсутствии микоризы.

Мицелий *эктомикоризы* оплетает кончик корня, образуя наружный чехол с отходящими в почву гифами, заменяющими отсутствующие корневые волоски. Этот тип микоризы образуют высшие базидиальные и сумчатые грибы (подосиновики, мухоморы, сыроежки, сморчки, трюфели) с корнями древесных голо- и покрытосеменных растений. Она возникла позднее эндотрофной — в карбоне, и привела к возникновению лигнина, важнейшего растительного полимера, включающего 25 % связанного углерода. Продукты разрушения лигнина базидиальными грибами дали начало почвенному гумусу.

При *эндо-эктомикоризе*, наряду с образованием мицелиального чехла вокруг корня, гифы внедряются в клетки внутренних тканей корня. Такой тип микоризы имеют вересковые растения, зараженные некоторыми аскомицетами. Микориза позволила вересковым жить в экстремальных климатических условиях на очень бедных почвах — в тундре, высокогорье.

Эндофитные грибы. В стеблях и влагалищах пастбищных злаков живет мицелий сумчатых грибов, названных эндофитами. Некоторые эндофиты препятствуют образованию генеративных органов (метелок, колосьев), формируют аскоспоры и конидии, способные заражать здоровые растения, и, следовательно, ведут себя как настоящие паразиты. Другие утратили все виды спороношения, поэтому передаются только вертикально — через зараженные семена (как хлоропласты и митохондрии), и не оказывают патологического влияния на растение-хозяина. Более того, они усиливают вегетативный рост зараженных растений, повышают их устойчивость к засухе, улучшают корневое питание. Поскольку эндофитные аскомицеты злаков относятся к семейству спорыньевых грибов, они, подобно спорынье, образуют ядовитые алкалоиды, которые защищают зараженные растения от выедания насекомыми, нематодами и жвачными животными, поэтому при кормлении такими растениями домашнего скота наблюдались массовые отравления, часто с летальным исходом.

Сапротрофные грибы. Глобальная экологическая роль сапротрофных грибов заключается в освобождении углерода, связанного высшими растениями в процессе фотосинтеза. Грибы — основные компоненты гетеротрофного блока в круговороте углерода. Благодаря наличию уникального комплекса ферментов грибы расщепляют самые стойкие биополимеры, целлюлозу и лигнин до конечного продукта — углекислого газа. Грибы возвращают в круговорот углерод, связанный в листьях, древесине, почве; через тело грибов проходит 2/3 связанного углерода на Земле. Большинство сапротрофных грибов относится к следующим трофическим группам: *гумусовые сапротрофы* — почвообитающие грибы, которые питаются почвенным гумусом; *подстилочные сапротрофы*,

разлагающие мертвые растительные остатки — лесной опад, отмершие части травянистых растений; *ксилотрофы*, развивающиеся в мертвой древесине и разлагающие ее (например, трутовые грибы); *копротрофы*, питающиеся навозом травоядных животных.

Значительно меньше видов грибов развивается на мертвых животных. Чаще всего это низшие водные грибы — хитридиомицеты, оомицеты, развивающиеся на мертвых водных беспозвоночных и рыбах. Некоторые из них способны поражать ослабленных живых рыб и развиваться на рыбной икре.

У грибов, узко специализированных к определенному типу питания, в процессе эволюции выработались удивительные механизмы, обеспечивающие им максимальную вероятность успешного завершения жизненного цикла. Например, аскомицет *Ophiostoma ulmi* паразитирует в ксилеме вязов и вызывает их увядание (голландскую болезнь вязов). Ослабленные в результате болезни деревья теряют способность противостоять жукам-короедам и заражаются ими. В брачных галереях вредителей гриб образует конидиальное спороношение, так что выходящие из галерей взрослые жуки несут на своем теле споры гриба. Жуки питаются цветками вяза и заносят в него споры, которые подготавливают дерево для заселения вредителем. Таким образом, жизненные циклы двух патогенов — гриба и насекомого — скоординированы так, что жук распространяет споры гриба с больных деревьев на здоровые, а гриб подготавливает дерево для заселения жуком. Споры некоторых сумчатых (спорынья) и базидиальных (ржавчина) грибов также разносятся насекомыми, питающимися цветочным нектаром. Для их привлечения спорогенные клетки грибов выделяют сладкую липкую жидкость (медвяную росу), обладающую у некоторых ржавчинных грибов сильным цветочным ароматом. Ряд ржавчинных грибов при спороношении ярко окрашены и напоминают по внешнему виду цветки. У базидиальных гумусовых сапротрофов из порядка веселковые спороносная ткань обладает сильнейшим трупным запахом, привлекающим мясных мух, которые распространяют споры.

Удивительные приспособления имеют грибы зиго- и аскомицеты — копротрофы, постоянно развивающиеся на помете животных: благодаря наличию светочувствительных молекул (каротиноидов) их спороносцы поворачиваются в направлении света (где выше вероятность наличия травы); быстрый перепад тургорного давления внутри спороносных структур обеспечивает активный выброс крупных спорангиев и спор на большое расстояние; спорангии и споры покрыты клейкой слизью и прилипают к листьям; споры и спорангии имеют толстые оболочки, поэтому могут прорастать только после прохождения через желудок животного (разрыхления оболочек пищеварительными ферментами). Таким образом, у этих грибов выработан комплекс механизмов, обеспечивающих попадание на траву и прилипание к ней, поедание животными, выбрасывание способных к прорастанию спор вместе с пищевым субстратом (навозом).

Топическая классификация

Почвообитающие грибы. В почве обитает большинство видов грибов, которые являются главным компонентом почвенных биоценозов как по числу видов, так и по биомассе. Например, в лесных почвах биомасса грибов превыша-

ет 90 % от биомассы всех обитающих там организмов. Протяженность грибных гиф в почве (от сотен метров до десятков километров в 1 г почвы) значительно превышает протяженность корней высших растений. В зоне химических выделений мицелия (гифосфере), как в зоне химических выделений корней (ризосфере), создается специфический микробоценоз. Л.Л. Великановым и И.И.Сидоровой показано, например, что в гифосфере базидиомицетов падает численность сумчатых и несовершенных грибов и увеличивается численность некоторых групп бактерий. Почва — среда обитания гумусовых и подстилочных сапротрофов, микоризообразователей, многих паразитов растений и беспозвоночных животных, микофилов и грибов из других трофических групп.

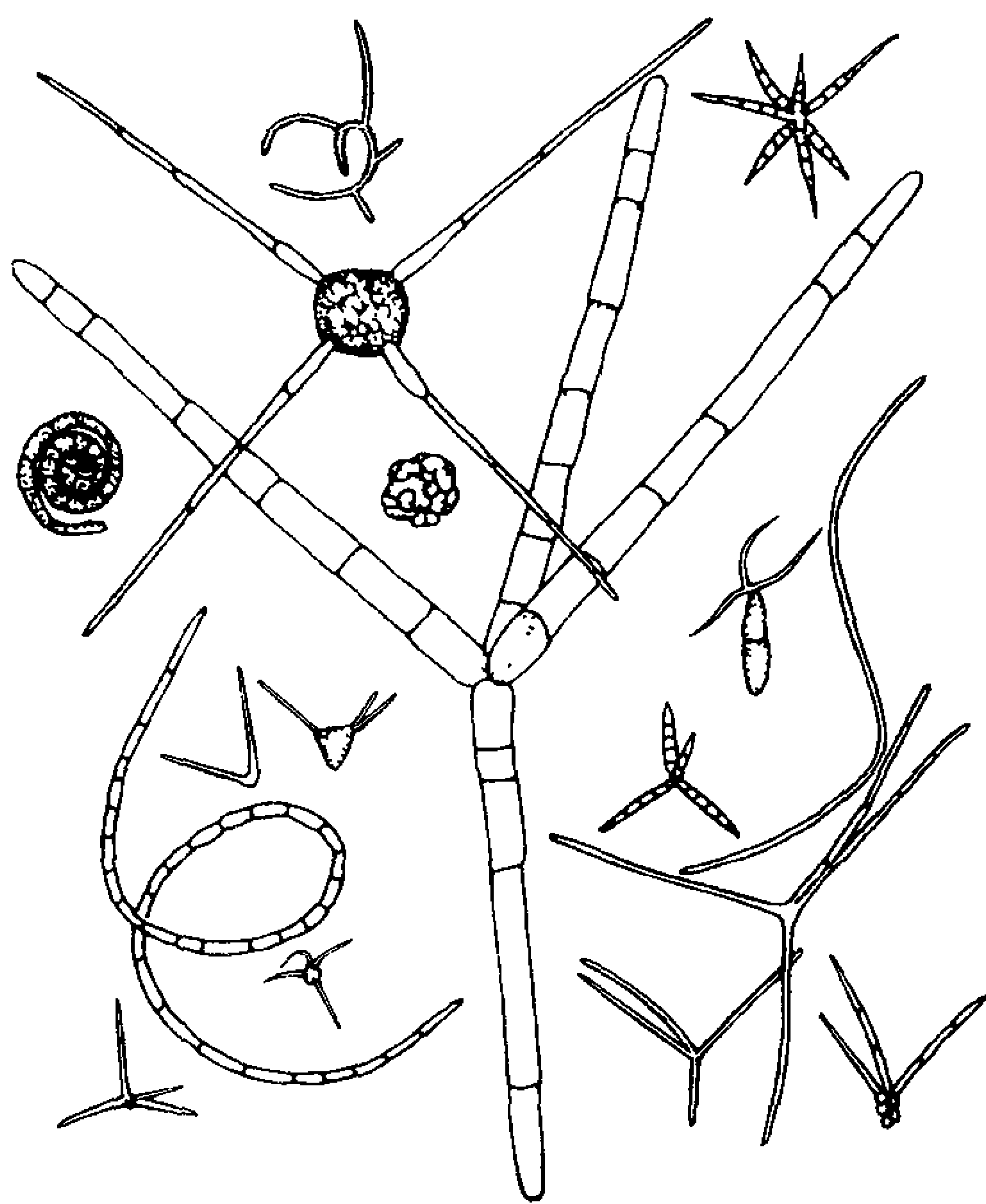


Рис. 54. Конидии водных гифомицетов

Водные грибы. Грибы, как и большинство других групп организмов, вышли из воды, поэтому большинство водных грибов — это древнейшие группы: хитридиомицеты, оомицеты, гифохитридиевые. Они встречаются в море и в пресных водоемах, образуют подвижные споры со жгутиками и питаются живыми и мертвыми водными организмами — водорослями, беспозвоночными животными. Однако есть небольшая группа несовершенных грибов, постоянно живущих в пресных водоемах, предки которых обитали на суше. Они не имеют зооспор и размножаются конидиями, имеющими специфические приспособления. Конидии очень крупные, многоклеточные, с лучевыми выростами или скрученные спиралью (рис. 54). Такая форма позволяет им дольше находиться во взвешенном состоянии в воде (подобные приспособления характерны и для планктонных водорослей) и цепляться за субстраты (опавшие в воду листья, веточки). Их экологическая роль заключается в освобождении связанного углерода в пресных водоемах.

Ископаемые грибы

Сведения об ископаемых грибах в целом очень ограниченны и дают относительно мало информации для понимания их эволюции и родственных связей отдельных групп (в отличие, например, от сосудистых растений). Кроме того, при более тщательном изучении некоторых ископаемых остатков, трактовавшихся как грибы, выясняется, что это совершенно другие организмы.

Первое указание на организм, который можно считать грибом (еще без хотя бы предположительного установления его систематического положения),

относится к ордовику (55—438 млн лет назад*). Этот организм был ассоциирован с морскими манками.

В силуре (438—408 млн лет назад), когда растения активно осваивали сушу, происходило, по-видимому, и значительное увеличение разнообразия грибов, в том числе их наземных форм. Обнаружен ряд грибов, ассоциированных с морскими беспозвоночными. Большой интерес представляет находка наземных мицелиальных грибов из верхнего силура острова Готланд (Швеция). Очень хорошо сохранились гифы, спороносные клетки (вполне возможно, фиалиды) и споры с поперечными перегородками, иногда соединенные в цепочки. Считается, что здесь представлено несколько видов. В этих трубных структурах находят помет мелких беспозвоночных, таких, как клещи и ногохвостки. Такие грибы могут трактоваться как аскомицеты, хотя прежде считалось, что аскомицеты появились только в мелу.

В девоне (408—360 млн лет назад) продолжалось активное освоение суши растениями. Соответственно для грибов открылись широкие возможности использовать растительный субстрат для питания и вступать с растениями в симбиотические отношения. И действительно, среди ископаемых находок, датируемых этим временем, встречаются образцы древесины, пораженной гнилью с присутствующими там гифами грибов. В этот период наблюдается большое разнообразие хитридиомицетов, в частности, хорошо сохранившиеся паразиты харовых водорослей. В знаменитых пластах кремнистой породы близ Абердина (Шотландия), где исключительно хорошо сохранились растительные остатки, — так называемом «райниевом чéрте» — найдены гифы, ассоциированные с сосудистыми растениями. Возможно, здесь имели место эктомикоризы. Там же обнаружены структуры, характерные для современных гломеромицетов: гифы, везикулы, образования типа спор, но не арбускулы. Возможно, в то время уже были везикулярно-арбускулярные микоризы. Однако высказывалось и другое предположение, что данные грибы были скорее сапрофитами, а не симбионтами высших растений.

О значительном увеличении видового разнообразия грибов в каменноугольном периоде (360—286 млн лет назад) можно судить по изобилию и разнообразию спор. Найдены гифы с пряжками, закрытые плодовые тела (предположительно с сумками, но не исключено, что это были Endogonaceae), зигоспоры, различные хитридиомицеты, оомицет типа *Albugo*, трихомицет, возможно, из Eccrinales.

К этому же периоду отнесен и гриб, описанный под родовым названием *Palaeosclerotium*. Он имел плодовые тела типа клейстотециев (как у Eurotiomycetes и Ascomycota), но на его гифах были пряжки. Предполагают, что здесь мы имеем дело с аскомицетом, на котором паразитировал базидиомицет.

Находок грибов из перми (286—245 млн лет назад) мало. Некоторые из них трактуют как аскомицеты. Описаны также плохо сохранившиеся гифы в пораженной гнилью древесине.

Неизвестно, как сказалось на грибах Герцинское горообразование — мощный катаклизм, при котором не только целиком погибли многие таксоны

---

* Временны́е границы в геохронологических таблицах, даваемых в разных источниках, обычно не совсем совпадают. Мы приводим временные границы периодов по C.J. Alexopoulos et al. (1996).

высокого ранга на морских, так и наземных животных и растений, но и была уничтожена значительная часть ископаемых остатков.

Микобиота триаса обнаружена в немногих местах, но она разнообразна. Известны полностью замкнутые плодовые тела и плодовые тела с выводными отверстиями: их можно трактовать соответственно как клейстотеции и перитеции аскомицетов. Вместе с тем четко различить септированные гифы в соответствующих образцах не удалось. Из триаса известны гифы с пряжками, ассоциированные с гнилью древесины. Только в триасе отмечены не встречавшиеся в более ранние периоды арбускулы грибов везикулярно-арбускулярных микориз.

Ископаемые грибы из более позднего мезозоя (юра, мел) и кайнозоя очень сходны с ныне живущими формами.

Значение грибов в природе и жизни человека

Вред, приносимый грибами

Болезни растений. Как было сказано ранее, в не нарушенных человеком фитоценозах вред травянистым и древесным растениям, приносимый грибами, невелик, более того, они выполняют важные функции регуляторов численности компонентов фитоценозов. Иная картина наблюдается в посевах сельскохозяйственных культур (агроценозах) и лесных массивах, подвергнутых антропогенному воздействию. Такие растительные сообщества часто подвержены массовым заболеваниям (эпифитотиям), которые, если не проводить специальных защитных мероприятий (посев и посадка устойчивых сортов, обработка семян и вегетирующих растений химическими веществами — фунгицидами и др.), могут вызвать гибель всей популяции.

Причины массовых болезней связаны с нарушением человеком природных факторов, регулирующих взаимоотношения растений и их паразитов.

1. Вместо сложных многовидовых фитоценозов, в которых случайно распределены различные по степени восприимчивости к тому или иному грибу виды, в сельскохозяйственных посевах и лесных посадках преобладают чистые культуры одного вида или даже сорта растений, на которых вирулентный для них вид или штамм паразита развивается с быстротой лесного пожара.

2. Вместе с растениями, интродуцированными в новые регионы, туда попадают и их паразиты, которые могут перейти на местные растения, не обладающие выработанными в процессе коэволюции механизмами устойчивости к этим паразитам.

3. Пахотная культура, применение удобрений и другие агротехнические приемы привели к коренным изменениям условий существования почвенных микроорганизмов. Упала численность базидиальных грибов, мицелий которых, как было уже сказано, ингибирует развитие сумчатых и несовершенных грибов — основных паразитов растений. Последние не только увеличили свою численность, но и повысили патогенные свойства по отношению к растениям, становясь возбудителями корневых гнилей и других болезней растений.

4. Высокая рекреационная нагрузка на лесные массивы (вытаптывание и уплотнение почвы, приводящее к снижение аэрации корней), наличие вред-

ных веществ (ксенобиотиков) в воздухе и почве снижают природные механизмы устойчивости к болезням.

Массовые болезни растений приводили к голоду и гибели населения в местах, где выращивалась одна пищевая культура. Так, в 40-х гг. XIX в. от неурожая картофеля, вызванного фитофторозом, погибло и эмигрировало за океан большинство населения Ирландии, а через сто лет подобное бедствие (гибель 2 млн жителей) случилось в Бенгалии вследствие гибели риса от гельминтоспориозного ожога листьев. Грибные болезни растений, в частности ржавчина, сыграли решающую роль в перемещении центра выращивания кофе из Юго-Восточной Азии (Индии, Цейлона) в Южную Америку. На западном побережье США рак каштанов, вызванный сумчатым грибом *Cryphonectria parasitica*, привел к изменению ландшафтов: каштановые леса сменились кустарниковыми зарослями.

Болезни животных и человека. Долгое время важнейшими грибными болезнями домашних животных и человека были дерматомикозы, поражающие кожу, ногти и волосы. От них очень страдал скот, часто поражались комнатные животные, от которых болезни переходили и на людей (некоторые грибы способны поражать человека и без предварительного заражения животных). В последние годы благодаря применению противогрибных сывороток, разработанных известным микологом А.Х.Саркисовым, удалось снизить урон от дерматомикозов в животноводстве, а современные химические средства борьбы с грибными болезнями (фунгициды) позволяют успешно бороться и с поверхностными микозами человека.

Вместе с тем значительно возросла роль внутренних — *глубоких микозов*. Их вызывают широко распространенные и всегда встречающиеся в быту грибы — дрожжевые из родов *Candida* и *Cryptococcus* и мицелиальные — *Rhizopus*, *Aspergillus* и др. (оппортунистические инфекции). Их споры могут попасть в организм человека через дыхательные пути, ранки, половые органы. Если эти грибы способны расти при температуре человеческого тела (37 °С) и имеют набор ферментов, необходимых для разрушения клеточного содержимого, они могут паразитировать в теле человека. Однако они не являются специфическими паразитами, прошедшими длительную коэволюцию с хозяевами, поэтому не способны противостоять действию иммунной системы, и организм здоровых людей легко справляется с ними. При ослаблении иммунной системы, вызванной, в частности, ухудшением качества среды обитания (загрязнением окружающей среды), психологическими стрессами и вирусными болезнями, такими, как СПИД, гепатит и др., глубокие микозы могут приводить к чрезвычайно тяжелым болезням, часто с летальным исходом. Глубокие микозы вышли на одно из первых мест среди причин гибели ВИЧ-инфицированных.

Повреждение промышленных материалов и изделий. Обладая обширным набором ферментов, грибы могут развиваться на разнообразных субстратах и при благоприятных условиях (температура, влажность) вызывать быстрое их разрушение. На первом месте среди таких грибов стоят ксилотрофы, разрушающие древесину. Выше было сказано, что эти грибы играют важную экологическую роль, разрушая мертвые части деревьев и освобождая связанный в них углерод. Однако они являются бичом для деревянных строений. Особенно опасна группа кортициевых базидиомицетов (с лепешкообразными

плодовыми телами), которые чрезвычайно агрессивны и очень быстро превращают деревянные изделия в труху. Для их развития необходима высокая влажность воздуха, поэтому они сильно поражают деревянные полы в деревенских домах с плохо проветриваемыми подвалами, бани, сваи мостов на границе вода—воздух и другие строения. Для защиты деревянных шпал на железных дорогах проводится дорогостоящая пропитка защитными химическими веществами.

Грибы освоили и другие материалы, такие, как кожа и ее заменители, стекло, бумага, даже углеводородное топливо. Ежегодно во всем мире затрачиваются огромные средства для борьбы с грибами, создают специальные режимы хранения в библиотеках, архивах, чтобы препятствовать их развитию. Невосполнимые потери приносят повреждения грибами раритетов (например, старинных манускриптов) и произведений искусства (картин, фресок, исторических зданий). Специальные лаборатории, в которых изучают грибы, вызывающие биокоррозию, и разрабатывают методы защиты от них, созданы на заводах, в научно-исследовательских институтах, крупных библиотеках.

Полезные свойства грибов

Грибы — продуценты биологически активных веществ. Вследствие разнообразия первичных и вторичных метаболитов, высокой активности ферментов, грибы в последние годы стали важнейшими объектами биотехнологии.

Многие грибы являются продуцентами различных лекарственных веществ.

1. *Антимикробные препараты* — антибиотики. Как известно, первый антибиотик, выделенный английским микробиологом А. Флеммингом, был продукт гриба *Penicillium — пенициллин.* Этот антибиотик совершил революцию в фармакологии, так как позволил лечить ранее летальные болезни, такие, как гангрена, сепсис, перитонит.

2. *Иммуномодуляторы.* Некоторые из них (иммуносупрессоры) подавляют иммунную систему млекопитающих, поэтому широко используются при пересадке чужеродных органов, которые иммунная система организма без обработки подобными веществами отторгает. Таков *циклоспорин*, получаемый из грибов рода *Tolypocladium.* Другие, например полисахариды многих базидиомицетов (иммуноактиваторы), наоборот, стимулируют интенсивность иммунного ответа на микробную инфекцию.

3. *Противосклеротические препараты* (*ловастатин* и другие продукты многих грибов), ингибирующие биосинтез холестерина и тем самым препятствующие отложению холестериновых бляшек на кровяных сосудах.

4. *Противораковые вещества* — полисахариды в плодовых телах некоторых трутовых и агариковых грибов (главным образом ксилотрофов).

5. *Соединения, ингибирующие активные радикальные процессы* в клетках, в том числе облученных, — каротиноиды, ликопины, фенолы и другие, продуцируются многими грибами в очень высоких концентрациях.

6. *Гормональные вещества.* Алкалоиды некоторых грибов, например спорыньи, издавна используют для получения гормональных препаратов.

7. *Хитин* — полифункциональное лекарственное вещество. Он обладает гораздо более высокими адсорбционными свойствами, чем активированный

уголь, высокой рано- и ожогозаживляющей способностью. Все эти и другие препараты получают из разных видов грибов промышленными методами.

Многие грибы используют для получения активных ферментов, разрушающих биополимеры. Так, древоразрушающие базидиомиты — источники активных *целлюлаз* и *пероксидаз*, обладающих способностью разлагать целлюлозу и лигнин. Их использование очень важно для целлюлозно-бумажной промышленности, поскольку позволяет заменить выделение и деградацию этих веществ химическими методами и избавиться от ядовитых отходов производства, загрязняющих окружающую среду (целлюлозная промышленность остается одним из самых грязных производств). Генноинженерными методами гены, контролирующие эти ферменты, переносят из базидиальных грибов в более быстро растущие и технологически более удобные микромицеты (дрожжи и другие). Пектиназы (деградируют пектин), протеазы (разрушают белки), липазы (разрушают липиды) грибов широко используются в пищевой и легкой промышленности для осветления овощных и фруктовых соков, как добавки к моющим средствам и др.

Из грибов традиционно получают органические кислоты — лимонную, итаконовую и др.

Фитопатогенные грибы оказались активными продуцентами фитогормонов, таких, как *гиббереллины*, *фузикокцины*. Эти вещества регулируют ростовые процессы у растений, направляя их в нужную для паразита сторону. Сейчас ими обрабатывают сельскохозяйственные растения для получения более крупных плодов, ускорения роста и других целей.

Пищевые и кормовые грибы. Среди этих грибов наиболее важны представители двух групп.

1. Дрожжи *Saccharomyces cerevisiae*. Их способность перерабатывать в процессе брожения сахара в спирт и углекислый газ издавна используют в производстве многих пищевых продуктов, прежде всего хлеба, вина и пива, а также в спиртовом производстве. Благодаря быстрому размножению (клетки почкуются каждые 60—100 мин) и накоплению биомассы многие виды дрожжей выращивают для получения богатых питательными веществами кормов (белково-витаминный концентрат — БВК).

2. *Плодовые тела сумчатых и базидиальных макромицетов* — наиболее любимый населением России природный продукт, который используют в свежем, сушеном и консервированном видах. Однако использование этих грибов в пищу не безопасно и может привести к тяжелым отравлениям, часто с летальным исходом. Во-первых, многие виды грибов содержат токсины (см. с. 69), причем недостаточно знающий собиратель может спутать ядовитые грибы с внешне похожими на них съедобными. Во-вторых, в отличие от высших растений, адсорбирующих почвенные растворы корневой системой, грибы всасывают питательные вещества всем вегетативным телом (мицелием), поэтому они активно накапливают в мицелии и плодовых телах находящиеся в окружающей среде токсические продукты (радионуклиды, тяжелые металлы, пестициды, промышленные выбросы).

В связи с этим употребление в пищу вполне съедобных грибов, которые собраны в местах, экологически неблагоприятных, может привести к тяжелым отравлениям. Во многих промышленно развитых странах дикорастущие грибы вообще не собирают в отличие от России, где сборщикам грибов необ-

ходимо соблюдать некоторые простые правила, позволяющие снизить риск от их употребления. Основные из них:

1) не следует собирать неизвестные грибы, как бы аппетитно они ни выглядели; 2) не собирать грибы в экологически неблагоприятных местах — в городах, вдоль оживленных автомобильных дорог, около свалок, промышленных объектов и т.п.; 3) ксилотрофные (растущие на мертвой древесине) грибы экологически чище грибов, растущих в почве; 4) нельзя собирать старые, «червивые» и особенно заплесневевшие грибы, ибо в них могут развиваться токсигенные бактерии и грибы; 5) собирать грибы предпочтительно в корзинки, а не в полиэтиленовые пакеты, в которых плодовые тела быстро задыхаются и загнивают; 6) собранные грибы необходимо сразу почистить, вымыть и переработать; 7) запасать впрок грибы можно только в открытой посуде во избежание развития высокотоксичных анаэробных бактерий в закупоренных банках.

Гораздо безопаснее использовать в пищу съедобные грибы, выращенные в искусственных условиях. Широко культивируется гумусовый сапротроф *шампиньон двуспоровый*, который разводят более чем в 70 странах. Его культивирование включает несколько этапов: стерильное выращивание грибницы, внесение ее в специально приготовленные компосты, где грибница разрастается, охватывая весь объем субстрата, и покрытие компоста нестерильной почвой (плодоношение индуцируют почвенные микроорганизмы), в которой при определенных температуре и влажности развиваются плодовые тела. Современные технологии позволяют получать с 1 $м^2$ почти 30 кг грибов при пяти урожаях в год, что значительно превышает выход продукции растениеводства и животноводства. Кроме шампиньона широко выращивают грибы-ксилотрофы, развивающиеся в природе на мертвой древесине: *летний* и *зимний опенок*, *вешенка*, *японский гриб сиитаке* и др. Их можно культивировать на отходах деревообрабатывающей (обрубки, опилки лиственных пород), легкой и пищевой промышленности (хлопковые очесы, подсолнечная лузга и др.) и сельского хозяйства (солома). Это удешевляет производство грибов и попутно решает важную народнохозяйственную задачу — утилизацию промышленных, сельскохозяйственных и коммунальных отходов. После снятия урожая грибов эти отходы обогащены мицелиальным белком, в них частично или полностью разрушены трудно усвояемые или токсичные биополимеры (целлюлоза, лигнин), поэтому они могут быть использованы как добавки в корм скоту или для удобрений. Тем самым создается замкнутый цикл безотходного производства — идеал промышленной экологии. Большое достоинство грибов-ксилотрофов — их лекарственные свойства, описанные выше.

Использование грибов в агрокультуре. Важный прием, широко применяемый в современных сельскохозяйственных и лесотехнических технологиях, — микоризация растения, т.е. заражение культурами микоризных грибов. Этот прием повышает приживаемость, урожайность и устойчивость растений.

Многие грибы-паразиты сельскохозяйственных вредителей (насекомых, нематод), возбудителей грибных болезней (микофилы) и сорных растений используют как альтернативу пестицидам в качестве биологических средств защиты растений. Для этого созданы микробиологические производства, в которых накапливают споры грибов, используемых в дальнейшем для опрыскивания посевов, обработки семян или внесения в почву.

СПЕЦИАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Организмы, традиционно рассматриваемые среди низших растений, выходят, как сказано ранее, за рамки водорослей и грибов в узком понимании этих терминов (sensu stricta). Они включены в состав большого числа самостоятельно эволюционирующих групп (империй, царств), причем у разных исследователей, по-разному понимающих объем отдельных царств, это число неодинаково. В табл. 2 приведены царства, в которые входят рассматриваемые ниже организмы. Таблица отчетливо показывает, что водоросли и грибы в

Таблица 2

Мегасистема организмов

Империя	Царство	Отдел (тип)	Трофическая группа
Eubacteria	Gracilicutes	Cyanobacteria	Водоросли
Excavates	Euglenobiontes	Euglenophyta Acrasiomycota	Водоросли Миксомицеты
Rhizaria	Cercozoa	Chlorarachniophyta Plasmodiophoromycota	Водоросли Миксомицеты
Uniconters	Mycota	Chytridiomycota Zygomycota Ascomycota Basidiomycota	Грибы Грибы Грибы Грибы
	Myxomycetae	Myxogasteromycota Dictyosteliomycota	Миксомицеты Миксомицеты
Choromalveolates	Srtaminopilae	Labyrinthulomycota Oomycota Ochrophyta	Миксомицеты Грибы Водоросли
	Haptophytes	Prymnesiophyta	Водоросли
	Cryptophytes	Cryptophyta	Водоросли
	Alveolates	Dinophyta Apicomplexa	Водоросли Водоросли (?)
Plantae	Glaucophytes	Glaucocystophyta	Водоросли
	Rhodophytes	Cyanidiophyta Rhodophyta	Водоросли Водоросли
	Viridiplantae	Chlorophyta Charophyta	Водоросли Водоросли

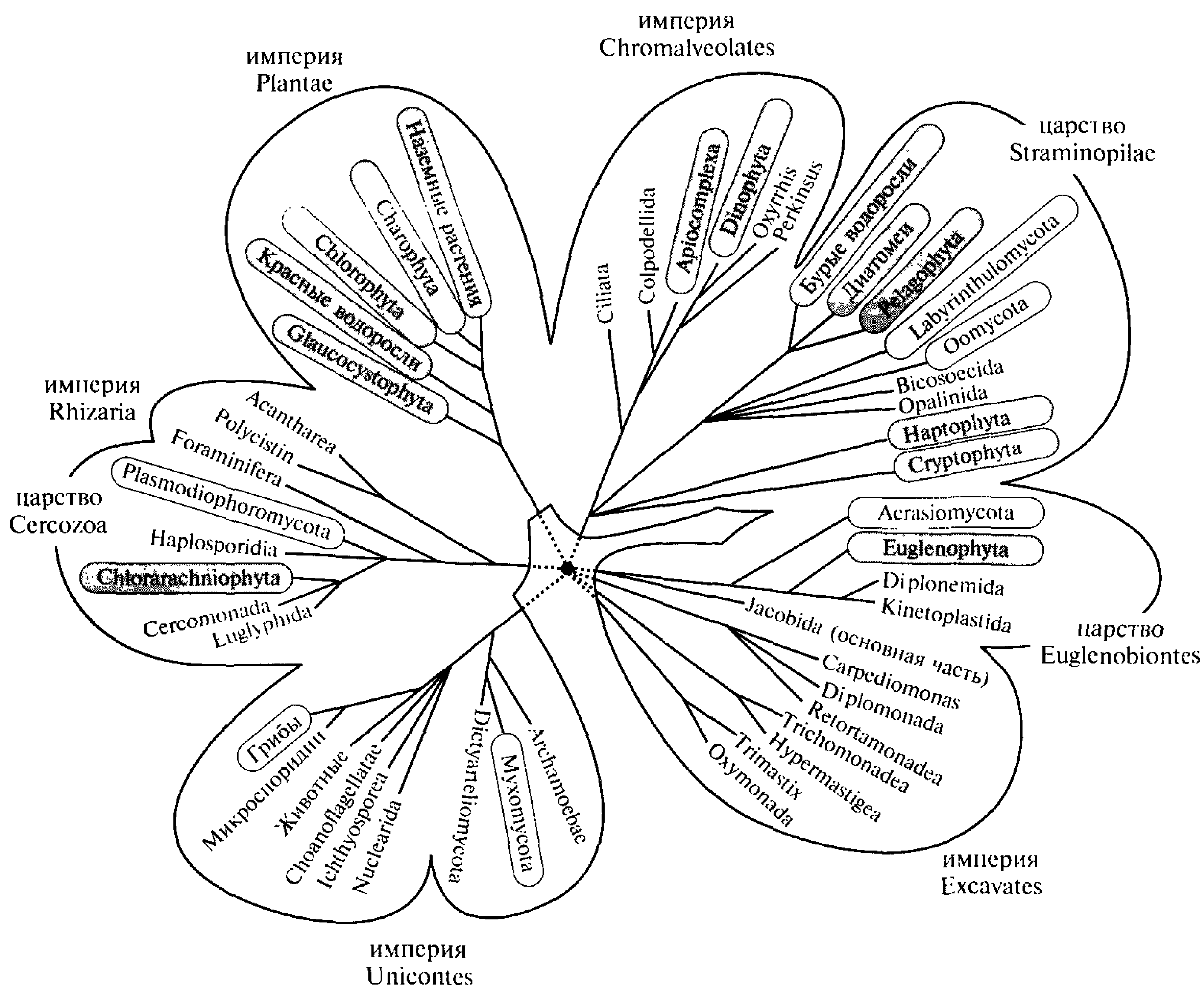


Рис. 55. Схема филогении эукариот, построенная в результате синтеза многих филогенетических деревьев.

5 больших супергрупп, трактуемых как империи, разделены на царства, отделы и классы. Таксоны, объединяющие фотосинтезирующие низшие растения, заключены в черные прямоугольники, нефотосинтезирующие — в белые

широком смысле слова (sensu lato) — понятия не филогенетические, ибо 1) различные таксоны водорослей и грибов могут находиться в разных филах; 2) одни и те же филы могут объединять разные эколого-трофические группы организмов — растения (водоросли), животные (простейшие) и грибы. Более 100 лет назад К.А.Тимирязев прозорливо заметил, что «нет ни растения, ни животного, а есть один нераздельный органический мир. Растение и животное — только средние величины, только типические представления, которые мы слагаем, отвлекаясь от известных признаков организмов, придавая исключительное значение одним, пренебрегая другими». Сейчас мы не можем не восхититься его потрясающей биологической интуицией.

Эти данные, с одной стороны, свидетельствуют о единстве живой природы, а с другой — усложняют принципы изложения материала в учебном пособии, где в целях оптимального восприятия нужны четкие разделительные признаки, которых, к сожалению, в природе нет. В этом пособии за основу принят филогенетический принцип изложения материала по монофилетическим

макротаксонам (царствам). Вероятно, такой принцип изложения — не самый удобный для учебного материала (хотя бы потому, что он противоречит системе, принятой в отечественных учебниках). Однако он единственно правильный с точки зрения эволюционной биологии и тем более важен, что направит как преподавателей, так и студентов к современным взглядам на таксономическую значимость разных признаков и их комбинаций. Гипотетические связи между отдельными царствами приведены на рис. 55.

При изложении таксонов водорослей приняты системы, приведенные в недавно опубликованных монографиях (Van den *Hoek C.*, *Mann D. G.*, *Jahns H. M.* An Introduction to Phycology. — Cambridge Univ. Press, 1995; *Lee R. E.* Phycology: Cambrige Univ. Press, 1999; *Graham L.*, *Wilcox L. W.* Algae: Prentice Hall, Inc. Upper Saddle River, 2000). За основу систем грибов и грибоподобных организмов принята система, изложенная в обзоре И. И.Сидоровой «Макросистема грибов: методология и изменения последнего десятилетия» (Новое в систематике и номенклатуре грибов. — М.: Национальная академия микологии, 2003. С. 7—70). Кроме того, в ряде случаев были учтены новые данные геносистематики, изложенные в ряде публикаций, в частности в Американском ботаническом журнале (Amer. J. Botany, 2004. — V. 91, N 10).

ПРОКАРИОТЫ

Отдел синезеленые водоросли (цианобактерии, хлороксибактерии, цианофиты) — Cyanophyta (Cyanobacteria)

В названии отдела (от греч. *cyanos* — синий) отражена характерная особенность — окраска таллома, связанная с относительно высоким содержанием синего пигмента фикоцианина. В последние годы для синезеленых водорослей все чаще используют другое название — «цианобактерии». Это название лучше традиционного отражает две важнейшие характерные черты этих организмов — прокариотическую природу клеток и тесную связь с эубактериями. С другой стороны, традиционное название указывает на такие черты, как способность к оксигенному фотосинтезу и сходство между структурой синезеленых водорослей и структурой хлоропластов эукариот. В этой книге оба названия использованы как равноценные.

В общей системе органического мира отдел Cyanobacteria относят к империи Eubacteria (Bacteria), которая вместе с империей Archaebacteria (Archaea) представляют прокариотические организмы.

Общая характеристика

1. В жизненном цикле полностью отсутствуют жгутиковые стадии. Среди синезеленых водорослей встречаются одноклеточные, колониальные и многоклеточные представители.

2. Клетки имеют прокариотическое строение.

3. Пигменты, участвующие в фотосинтезе, локализованы в тилакоидах, свободно лежащих в цитоплазме (они одиночные и равноудаленные)

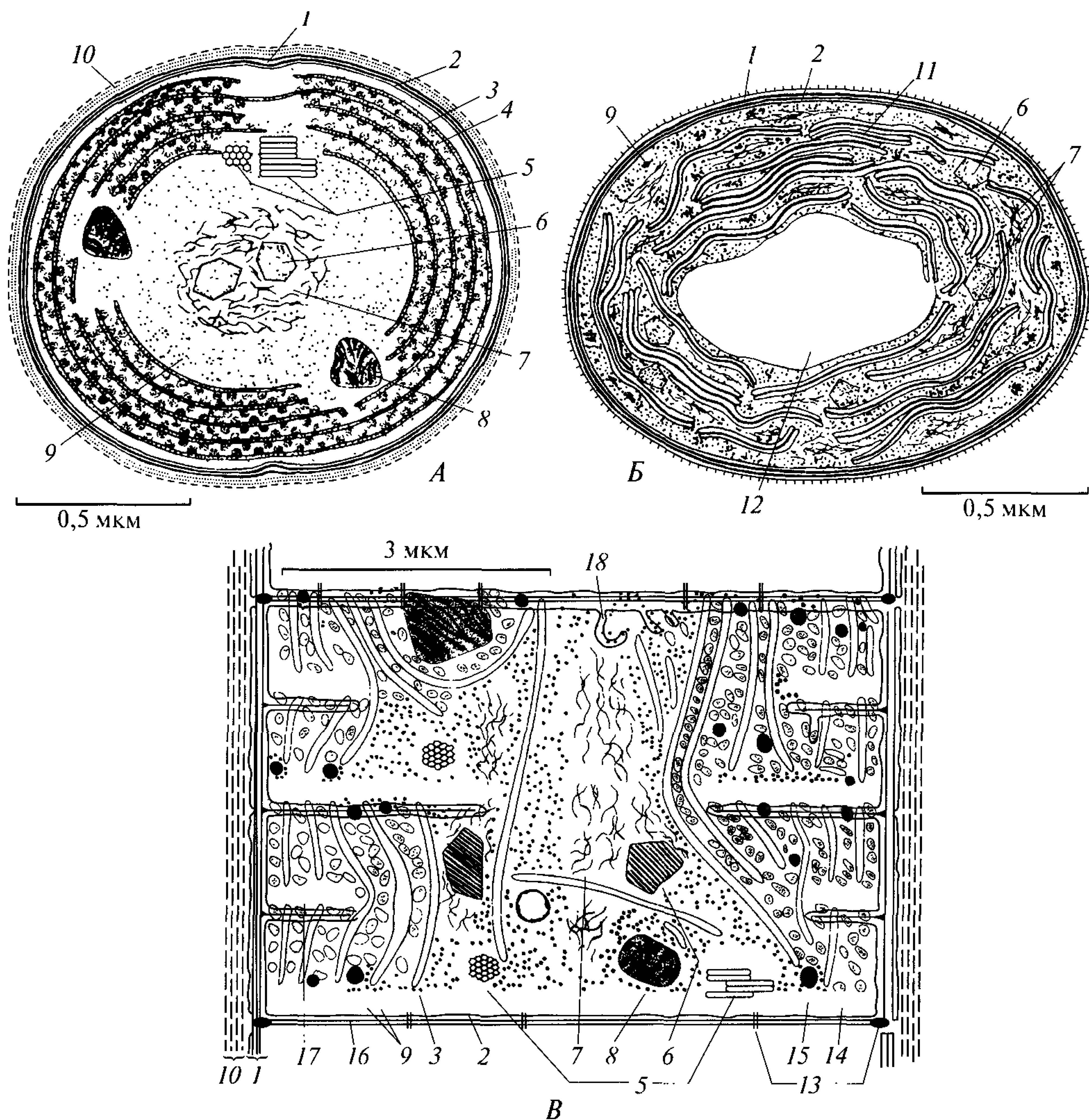


Рис. 56. Строение клетки синезеленых водорослей (C.Hoek van den et al., 1995):

А — *Synechocystis*; *Б* — *Prochloron*; *В* — *Pseudoanabaena*; *1* — клеточная стенка; *2* — плазмалемма; *3* — тилакоид; *4* — фикобилисома; *5* — газовые везикулы; *6* — карбоксисома; *7* — фибриллы ДНК; *8* — цианофициновая гранула; *9* — рибосомы; *10* — полисахаридный чехол; *11* — стопка тилакоидов; *12* — раздутый тилакоид; *13* — поры; *14* — гранулы цианофицинового крахмала; *15* — липидная капля; *16* — поперечная перегородка; *17* — молодая поперечная перегородка; *18* — впячивание плазмалеммы

(рис. 56, *А*) или собранных в граны (только у прохлорофит) (рис. 56, *Б*). Тилакоиды всех цианобактерий содержат хлорофилл *a* (хлорофиллы *b* и *c* встречаются у прохлорофитовых, хлорофилл *d* — только у *Acaryochloris marina*) (см. рис. 27).

4. Окраска клеток от синей до красной и зеленой зависит от комбинации пигментов. Зеленые хлорофиллы маскируются дополнительными синими пигментами — фикоцианином и аллофикоцианином и красным фикоэритрином. Эти пигменты находятся в полусферических или полудисковидных фикоби-

лисомах (см. рис. 30), которые в свою очередь расположены рядами на наружной поверхности тилакоидов (см. рис. 56, *А*).

5. Резервный полисахарид — цианофициновый крахмал, близкий к гликогену. Соединения азота запасаются в виде цианофициновых гранул, соединения фосфора — в виде полифосфатных тел. В карбоксисомах (полиэдральные тела) содержится фермент Рубиско (см. рис. 56, *А*, *В*).

6. ДНК лежит в центре клетки свободно, она не окружена мембранами (см. рис. 56). Многие синезеленые водоросли содержат также плазмиды (небольшие кольцевые молекулы ДНК).

7. Структурная часть клеточной стенки состоит из муреина (см. рис. 16). Снаружи от него располагается слой липополисахаридов. Клетки часто покрыты слизистым чехлом, состоящим из гидратированных полисахаридов (см. рис. 56, *А*, *В*).

8. Размножение вегетативное и бесполое. Половое размножение отсутствует, но имеет место генетическая рекомбинация.

9. Синезеленые водоросли встречаются в морских и пресных водах и в наземных местообитаниях.

Таллом. Коккоидный тип дифференциации таллома цианобактерий характерен для одноклеточных и колониальных представителей из хроококковых и некоторых плеврокапсовых. Нитчатый (трихоматальный) тип структуры тела характерен для представителей с неразветвленными трихомами или ветвящимися, такими, что все их части принципиально не отличаются друг от друга, например для осциллаториевых, ностоковых. Разнонитчатый (гетеротрихальный) тип структуры тела встречается у представителей, нити которых отличаются по форме и функциям, например у стигонемовых. Для некоторых *Stygonema* с многорядными трихомами, нарастающими с помощью верхушечной клетки, показан переход к паренхиматозному (тканевому) типу структуры тела.

Если все клетки, входящие в состав трихома, морфологически и функционально сходны, то такие трихомы называют *гомоцитными*, если они не одинаковы (помимо вегетативных клеток содержат еще споры и гетероцисты) — *гетероцитными*. Первые характерны для порядка осциллаториевых, вторые для порядков ностоковых и стигонемовых. Трихомы цианобактерий могут ветвиться. Различают ложное и истинное ветвление. При настоящем (истинном) ветвлении отдельные клетки трихома образуют выступы, которые отделяются перегородкой, и затем, делясь поперечными перегородками, развиваются в нити. Такое ветвление характерно для стигонемовых (см. рис. 64). Ложное ветвление встречается у некоторых ностоковых (см. рис. 63, *Г*). Ветви там образуются за счет отмирания промежуточной клетки в трихоме, в результате чего происходит разрыв. Расположенный ниже разрыва участок трихома прорывает чехол, продолжает расти вбок, образуя ветвь.

Клетки. У цианобактерий клетки разнообразны как по форме, так и по размерам. Они бывают шаровидными, эллипсоидными, бочонковидными, цилиндрическими и производными от них. Как правило, клетки цианобактерий не различимы невооруженным глазом. Их ширина (диаметр) колеблется в пределах 0,2 до 50—80 мкм (чаще около 10 мкм), их длина в пределах от 0,2 до 100 мкм, редко до 200 мкм (чаще всего до 10 мкм). В систематике цианобактерий размерные признаки клеток используют на видовом уровне.

Клетки цианобактерий состоят из *клеточной стенки* и *протопласта*, включающего плазмалемму и цитоплазму с внутриклеточными структурами (рибосомы, фотосинтетический аппарат и т.д.). Они относятся к прокариотическим, и, следовательно, у них отсутствуют такие органоиды, окруженные мембранами, как ядро, хлоропласты, эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, лизосомы, митохондрии, вакуоль с клеточным соком. Кроме того, отсутствуют такие немембранные структуры, как микротрубочки, центриоли, микрофиламенты.

Клеточная стенка. Клетки цианобактерий поверх плазмалеммы окружены многослойными клеточными стенками, которые придают клеткам форму и выполняют опорную и защитную функции (см. рис. 56). Клеточная стенка играет определенную роль в обмене веществ с окружающей средой и может принимать участие в процессе движения особей. Ее толщина у цианобактерий достигает в среднем 35—50 нм, у некоторых вегетативных клеток, а также у акинет и гетероцист клеточная стенка может быть значительно толще. В поперечных перегородках присутствуют микроскопические поры (диаметр около 70 нм) (см. рис. 56, *В*) и плазмодесмы, соединяющие протопласты соседних клеток. Микроскопические поры имеются и в боковых стенках клеток нитчатых особоей. Полагают, что они, возможно, служат для выделения слизи.

Характерной чертой строения клеточной стенки у цианобактерий является наличие *муреина* — пептидогликана (пептидогликаны, или гликопротеины — гетерополимеры, состоящие из молекул белков, ковалентно связанных с цепочками углеводов), который присутствует также у других бактерий, но никогда не встречается в клеточных стенках эукариот. На муреиновый слой приходится до 50% сухого веса клетки. Муреин состоит из сети параллельных полисахаридных цепей, построенных из дисахаридов (N-ацетилглюкозамина и N-ацетилмурамовой кислоты), связанных многочисленными пептидными поперечными связями (см. рис. 16). Основу пептидной части составляют тетрапептиды, в состав которых входит диаминопимелиновая кислота.

На близость между клеточной стенкой синезеленых водорослей и других эубактерий указывает то, что: 1) она разрушается под воздействием фермента лизоцима; 2) ее синтез подавляется антибиотиком пенициллином, который ингибирует рост организмов, так как препятствует образованию муреинового слоя.

Но клеточные стенки цианобактерий и других грамотрицательных бактерий отличаются друг от друга по ряду признаков. В частности, клеточные стенки цианобактерий комбинируют черты строения, характерные для стенок как грамотрицательных, так и грамположительных бактерий (в их оболочке содержание гликопептидов выше, чем у грамотрицательных бактерий).

Снаружи от муреинового слоя расположена наружная липопротеиновая мембрана, в состав которой входят и сложные липополисахариды. В этом слое могут быть расположены фибриллы, отвечающие за движение клетки. Наружная мембрана обеспечивает структурную целостность клетки, выполняет барьерную функцию, ограничивая доступ различных веществ к плазмалемме, на ней располагаются рецепторы для цианофагов. Она содержит белки порины, которые участвуют в переносе ряда низкомолекулярных веществ, образуя в мембране гидрофильные поры.

Клетки цианобактерий поверх клеточной стенки могут быть окружены слизистыми *обертками*, или *чехлами*. Вокруг нитей образуются трубчатые структуры — *влагалища*, которые бывают как слоистыми, так и не слоистыми, тонкими или толстыми. Слизистые обертки состоят из полисахаридов. Например, в состав слизистого чехла *Gloeothece* входят нейтральные сахара (галактоза, глюкоза, манноза, рамноза, 2-О-метил-D-ксилоза) и уроновые кислоты — глюкуроновая и галактуроновая. В нем содержится только 2% белка, следы жирных кислот и фосфатов. Влагалища ряда родов содержат гемицеллюлозу, в связи с чем они синеют от хлор-цинк-йода. Этот признак иногда используют для идентификации таксонов. У некоторых видов цианобактерий найдены фибриллы целлюлозы.

Чехлы цианобактерий часто бывают окрашены. Так, у водорослей, обитающих в почвах с низким значением рН, чехлы окрашены в красный цвет, а сине-зеленые чехлы характерны для водорослей, встречающихся в сильнощелочных почвах. Желтые и коричневые чехлы встречаются у образцов из почв с высоким содержанием солей. Особенности окраски и строения слизистых оберток и влагалищ используют часто как видовые признаки у синезеленых водорослей.

Клеточные покровы ряда цианобактерий могут пропитываться (инкрустироваться) минеральными соединениями. У них наиболее распространено обызвестление клеточных покровов и отложение солей железа. Могут откладываться кремнезем, фосфаты, сульфиды и др. Известковые отложения имеют вид мелких кристаллов, зерен, друз, корочек, трубочек или более массивных образований. Иногда углекислый кальций откладывается в таком большом количестве, что образуются твердые камнеобразные массы, в которые погружены цианобактерии. Обызвествляться могут целые популяции и сообщества водорослей, что ведет к образованию известковых пород, таких как строматолиты. Ископаемые строматолиты встречаются с докембрийских отложений — это плоские, куполовидные или концентрические слоистые структуры, результат взаимодействия микробных популяций и процессов осаждения.

Цитоплазма; плазмалемма. У цианобактерий цитоплазма очень вязкая и неподвижная. Центральная часть клетки окрашена слабее и называется *центроплазмой*, периферическая, хорошо окрашенная часть — *хроматоплазмой*. Цитоплазма окружена *плазмалеммой*, примыкающей к внутреннему слою клеточной стенки (см. рис. 56). Она образует многочисленные складки внутрь клетки. По строению и химическому составу она принципиально не отличается от плазмалеммы эукариот, но в ней в отличие от эукариот отсутствуют стерины. Для плазмалеммы цианобактерий характерно высокое содержание каротиноидов, благодаря чему она может выполнять фотозащитную функцию.

В центроплазме цианобактерий содержится ДНК, которая располагается или по всей центроплазме, или только по ее периферии (см. рис. 56). Часть центроплазмы, в которой локализована ДНК, называется *нуклеоплазмой*, или *нуклеоидом*. В отличие от эукариот она не ограничена ядерной оболочкой и не окружена эндоплазматическим ретикулумом. С помощью электронного микроскопа было показано, что ДНК цианобактерий образует электронно-плотную сеть с фибриллами диаметром до 7 нм. Она состоит из одной или нескольких кольцевых молекул ДНК. В отличие от хромосом эукариот ДНК прокариот не связана с гистонами. Показано, что количество ДНК в одноклеточ-

ных цианобактериях варьирует от $1,6 \cdot 10^9$ до $8,6 \cdot 10^9$ Да, что близко к размеру генома других бактерий.

У цианобактерий существует обмен генетической информацией между клетками. У бактерий известно три способа такого обмена: *трансформация* (транспорт ДНК через окружающую среду без контакта клеток и без переносчиков), *трансдукция* (перенос ДНК с помощью плазмид или вирусного вектора) и *конъюгация* (обмен между двумя клетками при прямом их контакте). У цианобактерий конъюгация не обнаружена. Трансформация у цианобактерий в природе также не отмечалась, что, возможно, связано с барьерной функцией мощных слизистых чехлов, но в культуре этот процесс наблюдали. Имеются сообщения об обмене генетической информацией цианобактерий с помощью векторов; обнаружение различных цианофагов (цианобактериальных вирусов) говорит о возможности трансдукции у синезеленых водорослей в природе.

Рибосомы. Рибосомы цианобактерий прокариотического типа — 70 S. В отличие от эукариот они мельче (21 × 29 нм) и имеют слегка отличную структуру. По размерам прокариотические рибосомы сходны с рибосомами хлоропластов и митохондрий.

Газовые вакуоли. В клетках многих синезеленых водорослей содержатся газовые вакуоли (псевдовакуоли) (см. рис. 56), которые в поле светового микроскопа имеют вид темных, почти черных тел округлой или неправильной формы. В отличие от вакуолей эукариот они заполнены газом, а не жидкостью. Газовые вакуоли обнаружены только у бактерий. Эти вакуоли функционируют как органеллы, обеспечивающие плавучесть цианобактерий. Они позволяют планктонным синезеленым водорослям контролировать свое положение в толще воды — подниматься или опускаться на глубину.

С помощью электронной микроскопии показано, что газовые вакуоли состоят из многих плотно расположенных многогранных цилиндров — *газовых везикул* (*пузырьков*) с коническими шапочками на концах. Длина газовых везикул может достигать 0,1—2 мкм, толщина 53—115 нм. Мембрана газовых везикул толщиной 2 нм состоит только из белков; она проницаема для газов, но не проницаема для воды, поэтому везикулы содержат те же газы, что и растворенные в цитоплазме. Давление газов внутри везикул такое же, как в окружающей среде. При повышении давления газов в клетке до нескольких атмосфер газовые пузырьки коллапсируют (сплющиваются).

Количество газовых вакуолей зависит от видовой принадлежности водоросли, возраста клеток и условий существования. У одних синезеленых водорослей газовые вакуоли присутствуют постоянно, у других — только на определенных этапах развития или при определенных условиях существования. Например, у некоторых видов *Gloeotrichia*, *Tolypothrix* и *Calothrix* газовые вакуоли появляются только у гормогониев.

Механизм опускания и поднимания цианобактерий в толще воды сводится к тому, что клетки при низком освещении формируют больше газовых вакуолей и, увеличивая плавучесть, поднимаются в область более высокой освещенности. Там у них усиливается фотосинтез и увеличивается образование низкомолекулярных сахаров, что приводит к изменению тургорного давления. Светозависимое поступление ионов калия также влияет на изменение тургора. Как только тургорное давление достигает определенного критического значения, начинается сплющивание газовых везикул, и цианобактерии перемеща-

ются в область меньшей освещенности, где опять начинается образование новых газовых вакуолей, причем белки стенок старых газовых везикул могут использоваться для синтеза стенок новых.

С другой стороны, у цианобактерий, имеющих прочные стенки газовых везикул, например у *Microcystis*, плавучесть регулируется за счет увеличения образования запасных питательных веществ, которые выполняют функцию балласта без коллапсирования стенок газовых везикул. У *Trichodesmium* стенки газовых везикул выдерживают давление порядка 37 атм; эта водоросль сохраняет положительную плавучесть, но не способна ее регулировать. Она пассивно поднимается в столбе воды, а для погружения нуждается в ее турбулентном перемешивании.

Тилакоиды. Цианобактерии способны к оксигенному фотосинтезу. Они содержат пластинчатые мембранные структуры — тилакоиды (см. рис. 56), с которыми связаны пигменты фотосинтеза. У цианобактерий тилакоиды сходны с соответствующими структурами других водорослей, но не собраны в хлоропласты. Наиболее важное отличие между мембранами тилакоидов цианобактерий и хлоропластов заключается в присутствии ферментов дыхательной цепи в мембранах цианобактерий. В цитоплазме они расположены одиночно и равноудаленно, за исключением прохлорофитовых, у которых тилакоиды собраны в группы (см. рис. 56, *Б*). Чаще всего тилакоиды цианобактерий расположены по периферии клетки в хроматоплазме. Если они заходят и в центр клетки, то деление на центроплазму и хроматоплазму бывает затруднено. Количество тилакоидов на клетку, их расположение, концентрация пигментов зависят от возраста клетки и внешних условий обитания.

Тилакоиды отсутствуют только у *Gloeobacter violaceus*. У этой одноклеточной цианобактерии все пигменты (хлорофилл *a*, каротиноиды, фикобилипротеины) связаны с плазмалеммой. Возможно, *Gloeobacter* — это примитивный, рано отделившийся от общего дерева цианобактерий представитель.

Пигменты. Мембраны тилакоидов содержат жирорастворимые пигменты, такие, как хлорофиллы и каротиноиды. Из хлорофиллов у цианобактерий присутствуют хлорофиллы *a*, *b*, *c* и *d*. Наличие хлорофилла *a* — одна из важнейших характеристик, отличающих цианобактерии от других групп фотосинтезирующих бактерий. В различных группах аноксигенных бактерий имеются бактериохлорофиллы, слегка отличные по химической структуре от хлорофилла *a*. У родов *Prochloron*, *Prochlorococcus* и *Prochlorothrix* обнаружен хлорофилл *b*. Он встречается также у зеленых, эвгленовых и хлорарахниофитовых водорослей, стрептофит и некоторых динофит. Хлорофиллы a_2 и b_2 встречаются у некоторых штаммов *Prochlorococcus*, хлорофилл *c*-подобный пигмент был обнаружен у *Prochloron* и *Prochlorococcus*. Хлорофилл *d* отмечен только у *Acaryochloris marina*, у которого мало хлорофилла *a*, и фикобилипротеины не организованы в фикобилисомы.

Из каротиноидов только у цианобактерий встречаются эхиненон, миксоксантофилл, осциллаксантин и кантаксантин; β-каротин у них содержится в бóльших пропорциях, чем у эукариот; встречаются также α-каротин и зеаксантин. Каротиноид лютеин — основной каротиноид хлоропластов — у цианобактерий отсутствует. Помимо того, что каротиноиды увеличивают способность цианобактерий собирать свет в синей части спектра, они защищают от фотоокисления. Эти пигменты предохраняют от образования высокоактивных

радикалов синглетного кислорода, которые могут вызывать повреждения липидов, белков и других соединений. Значительная часть каротиноидов у сине-зеленых водорослей может находиться в цитоплазматической мембране и липополисахаридном слое клеточной стенки.

Водорастворимые фикобилипротеины расположены на наружной поверхности тилакоидов в фикобилисомах диаметром 20—70 нм. На долю фикобилисом может приходиться до 25 % сухого веса клетки и 40 % суммарного растворимого белка. У цианобактерий имеются 4 типа фикобилипротеинов: С-фикоцианин (максимум поглощения при длине волны 620 нм), аллофикоцианин (максимум поглощения при длине волны 650 нм), С-фикоэритрин (максимум поглощения при длине волны 565 нм) и фикоэритроцианин (максимум поглощения при длине волны 568 нм). У всех цианобактерий, исключая прохлорофитовых, содержатся первые два фикобилипротеина, в то время как последние два встречаются только у некоторых видов. Например, фикоэритрина много у представителей морского рода *Trichodesmium*, и Красное море получило свое название за периодическое цветение воды, вызываемое *T. erythraeum*. Фикоэритрин у цианобактерий встречается в трех формах, отличающихся по своему строению. Форма I широко распространена, форма II встречается только у некоторых морских *Synechococcus*, форма III только у *Prochlorococcus*.

Соотношение фикоцианина и фикоэритрина у цианобактерий может изменяться под воздействием света. Так, цианобактерии, растущие при зеленом свете, больше синтезируют фикоэритрина и приобретают красный цвет. Те же самые организмы, растущие при красном свете, становятся сине-зелеными. Такое явление называется *хроматической адаптацией*.

Фикобилипротеины подвержены фотодеструкции под воздействием UV-В-излучения (по степени повреждающего действия на биологические системы выделяют три участка ультрафиолетового спектра: коротковолновое UV-С-излучение, промежуточное UV-В-излучение с длиной волны 280—320 нм и длинноволновое UV-А-излучение), тем более что антропогенное воздействие, приводящее к разрушению озонового слоя, активно способствует проникновению UV-В-излучения к земной поверхности. У цианобактерий фикоэритрин подвержен фотодеструкции в меньшей степени, чем фикоцианины и аллофикоцианин. Учитывая тот факт, что фикобилиновые пигменты сильно адсорбируют UV-В-излучение и формируют периферический слой вокруг чувствительной к этому облучению центральной части, содержащей ДНК, можно полагать, что фикобилины — эффективные фотозащитные пигменты. Они способны задерживать более чем 99 % UV-В-излучения до его проникновения к генетическому материалу.

У цианобактерий известны специфические пигменты, поглощающие ультрафиолетовое излучение и выполняющие функции фотопротекторов. Это сцитонемин (идентифицирован по крайней мере у 30 видов), микоспориноподобные аминокислоты и ряд еще химически неиндеференцированных водорастворимых пигментов (например, бурый пигмент из *Scytonema hofmanii* и розовый экстракт из *Nostoc spongiaeforme*). Эти фотозащитные пигменты накапливаются в цитоплазме или в слизистых чехлах. Образование сцитонемина характерно для тех бактерий, которые по результатам анализа нуклеотидных последовательностей 16S РНК могут рассматриваться как архаичные формы.

Полагают, что способность накапливать фотозащищающие пигменты появилась у цианобактерий в докембрии, и уже тогда эти пигменты использовались для защиты от ультрафиолетового облучения при отсутствии озонового слоя.

Фотосинтез. Среди эубактерий только цианобактерии имеют фотосистему II и способны к оксигенному фотосинтезу, используя в качестве доноров электронов воду. У других фотосинтезирующих бактерий в связи с отсутствием фотосистемы II фотосинтез *аноксигенный*, т. е. происходит без выделения кислорода. В качестве доноров электронов они используют сероводород, молекулярный водород, органические соединения. В отличие от эукариотов ряд цианобактерий (в том числе и некоторые прохлорофиты) также способен использовать сероводород в качестве донора электронов, образуя серу:



$$2H_2S + CO_2 \rightarrow CH_2O + 2S + H_2O$$

Такие цианобактерии — факультативно аноксигенные фототрофы, они могут обитать при достаточном освещении в анаэробных условиях, богатых серой. Например, *Oscillatoria limnetica*, обитающая в гиперсалинном озере Солар-Лейк в районе залива Эйлат (Израиль), может использовать сульфид как донор электронов, в результате чего на поверхности нити формируются гранулы серы. Зимой в этом озере отмечаются сильно анаэробные условия, при которых в массе развивается осциллатория, используя сульфид как донор электронов. Весной, когда воды озера обогащаются кислородом, она переходит на оксигенный фотосинтез. Таким образом, использование комбинации оксигенного и аноксигенного фотосинтеза позволяет осциллатории становиться доминирующим фототрофом этого озера, в котором постоянно меняются аэробные и анаэробные условия.

Помимо осциллатории способность к факультативному аноксигенному фотосинтезу с использованием сульфида как донора электронов показана у некоторых штаммов *Lyngbya*, *Phormidium*, *Synechocystis*, *Prochlorothrix*. В качестве донора электронов использует сероводород и *Microcoleus chthonoplastes*, доминирующий в цианобактериальных матах в бескислородных условиях в песках отливно-приливной зоны морей. К аноксигенному фотосинтезу он переходит, когда условия становятся более анаэробными и возрастает количество сульфида, но сероводород окисляет не до серы, а до тиосульфата.

Способность к аноксигенному фотосинтезу обнаружена у *Synechococcus elongatus*, который в качестве донора электронов может использовать тиосульфат. Эта цианобактерия откладывает серу не только в окружающую среду, но и в клетках.

Известно, что многие цианобактерии окисляют молекулярный водород. *S. elongatus* и *O. limnetica* на свету в анаэробных условиях могут фиксировать углекислый газ, используя молекулярный водород, однако этот процесс идет с низкой скоростью и быстро прекращается.

Запасные продукты. В клетках синезеленых водорослей откладываются различные запасные продукты. В результате фотосинтеза у цианобактерий образуется *цианофициновый крахмал* (*гликоген*) — α-1,4-полиглюкан, близкий к линейной фракции амилозы крахмала высших растений. Частицы этого крахмала не дают характерного темно-синего окрашивания с йодом, они видны только при электронной микроскопии, как небольшие гранулы (30×65 нм) между тилакоидами (см. рис. 56, *В*).

Синезеленые водоросли способны быстро усваивать и накапливать азот в виде *цианофициновых гранул* (см. рис. 56), располагающихся обычно около поперечных перегородок или на границе между центро- и хроматоплазмой. Крупные цианофициновые гранулы (до 500 нм в диаметре) видимы под световым микроскопом. Они разрушаются пепсином и состоят из аминокислот аргинина и аспарагина. Эти частицы представляют собой запас связанного азота, который может быть использован при его лимитировании в окружающих условиях.

Фосфаты запасаются в *полифосфатных гранулах* (метахроматиновые или волютиновые гранулы), имеющих, как показывают электронно-микроскопические исследования, вид крупных (0,5—2 мкм) темноокрашенных округлых частиц, окрашивающихся толуидиновым синим и растворяющихся в слегка кислых условиях. Полифосфаты также запасаются бактериями, грибами и эукариотными водорослями, но отсутствуют у высших растений.

В *полиэдральных телах* (*карбоксисомах*) (см. рис. 56) диаметром 200—300 нм запасается фермент (Рубиско) в кристаллической форме. Этот фермент катализирует первый шаг в темновой реакции фотосинтеза — фиксацию CO_2, приводящую к образованию углеводорода. Карбоксисомы обычно расположены в центральной части клетки, имеют вид многогранника и нередко окружены однослойной мембраной. Карбоксисомы отсутствуют в гетероцистах.

Липиды запасаются в виде мелких капель в цитоплазме, обычно по периферии клетки (см. рис. 56).

У ряда синезеленых водорослей встречаются мелкие везикулы, содержащие полимер β-*гидроксибутират*. Этот запасной продукт также обнаружен у многих других бактерий.

Дыхание. Типы питания. В клетках эукариотных водорослей *дыхание* и фотосинтез осуществляются двумя различными органеллами — хлоропластами и митохондриями. У цианобактерий митохондрии отсутствуют, и клеточное дыхание осуществляется на тилакоидах и плазмалемме. Во время дыхания при наличии кислорода клетки используют цианофициновый крахмал, но у некоторых цианобактерий, например у *Microcystis*, процесс ферментирования цианофицинового крахмала может происходить при отсутствии кислорода.

У цианобактерий известны несколько *типов питания*:

1) *облигатный фотоавтотрофный*, когда организмы могут расти только на свету на неорганическом источнике углерода; некоторые из них являются *ауксотрофами*, т.е. им требуется небольшое количество органических соединений, которые используются не в качестве источника углерода, а как витамины;

2) *факультативный хемогетеротрофный*, когда цианобактерии способны к гетеротрофному росту в темноте, используя органические вещества (глюкозу, фруктозу и один или два дисахарида), и к росту фототрофно на свету; их хемогетеротрофный рост идет медленнее, чем фототрофный, что, возможно, связано у них с неполным циклом трикарбоновых кислот;

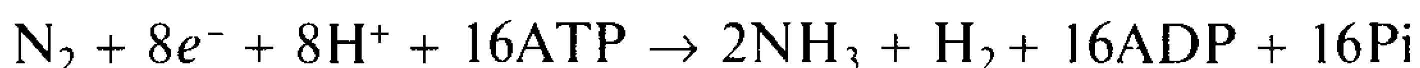
3) *фотогетеротрофный*, когда на свету используют органические соединения как источник углерода.

Цианобактерии способны также к *миксотрофии*, при которой различные органические вещества, например, такие, как аминокислоты, не могут полностью заменить источник углерода и используются в качестве дополнения к автотрофной фиксации углекислого газа.

Образование акинет. При наступлении неблагоприятных условий (высушивание, холод, дефицит питательных веществ) синезеленые водоросли образуют *акинеты* (см. рис. 63) — крупные толстостенные покоящиеся споры, заполненные запасным материалом (цианофициновым крахмалом и цианофициновыми гранулами), которые служат для переживания этих неблагоприятных условий. Акинеты в течение нескольких лет могут сохраняться в осадках озер при отсутствии кислорода. Например, споры *Anabaena* оставались жизнеспособными 64 года. Гербарные образцы *Nostoc* прорастали более через 100 лет после их сбора. В тех случаях, когда в нити образуется не одна, а несколько спор, они выполняют функцию размножения.

Образование акинет индуцируется недостатком фосфатов, низкими температурами, отсутствием света и углеводородов. Они развиваются из вегетативных клеток, последние увеличиваются в размерах, в них исчезают газовые вакуоли, увеличиваются плотность цитоплазмы, количество рибосом и цианофициновых гранул, количество ДНК (иногда в 20—30 раз). В них исчезают полифосфатные гранулы, инактивируется фотосистема II, снижается уровень супероксиддисмутазы, меняется состав клеточной стенки. Клеточная стенка акинет может быть различным образом орнаментирована и пигментирована.

Фиксация атмосферного азота. Атмосфера Земли на 78 % состоит из азота, но способность к его фиксации обнаружена только у прокариот, а среди водорослей исключительно у цианобактерий. Цианобактерии — уникальные организмы, которые способны и к оксигенному фотосинтезу, и к фиксации атмосферного азота. При фиксации азота проходит реакция:



$$N_2 + 8e^- + 8H^+ + 16ATP \rightarrow 2NH_3 + H_2 + 16ADP + 16Pi$$

Процесс осуществляется с помощью фермента нитрогеназы, который чувствителен к кислороду и подавляется им. Это представляет серьезную проблему для азотфиксирующих (*диазотрофных*) цианобактерий, которые не только живут в оксигенных условиях, но и образуют кислород при фотосинтезе. Некоторые нитчатые цианобактерии «решили проблему», разделив процессы фотосинтеза и фиксации азота за счет формирования высоко дифференцированных клеток — *гетероцист.*

Гетероцисты, как и акинеты, образуются из вегетативных клеток и располагаются в нити одиночно, парами или цепочками. Они имеют светлую окраску, в них отсутствуют газовые вакуоли и гранулярные запасные вещества. Их стенка утолщена, особенно на концах клетки; в оболочках гетероцист была найдена целлюлоза. В месте соединения гетероцист с соседней клеткой имеется *поровый канал* (пора), пересеченный септой, пронизанной микроплазмодесмами (рис. 57). Внутренность порового канала бывает заполнена гомогенным материалом — *пробкой.*

По своему положению в нитях гетероцисты бывают терминальными и интеркалярными. *Терминальные гетероцисты* расположены на конце трихома, они имеют только один поровый канал, через который происходит соединение с соседней клеткой (см. рис. 63, *Д*, *Е*). У *интеркалярных гетероцист* (см. рис. 63, *А*, *Б*, *В*) поровые каналы расположены на обоих концах. Гетероцисты встречаются только у представителей порядков ностоковых и стигонемовых.

Основная функция гетероцист заключается в фиксации атмосферного азота, хотя некоторые синезеленые водоросли способны к фиксации азота и без

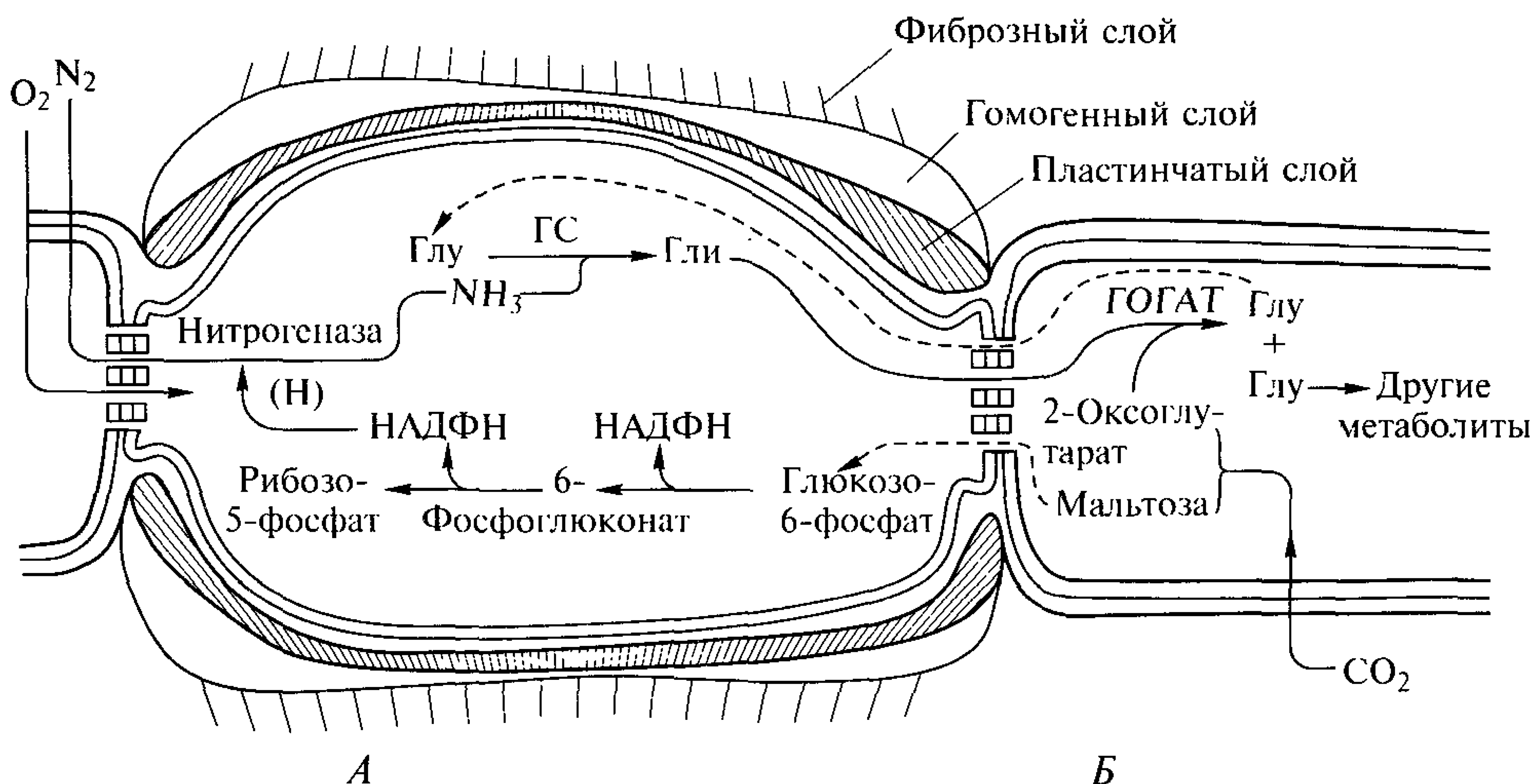


Рис. 57. Схема гетероцисты (*А*) и рядом лежащей вегетативной клетки (*Б*), иллюстрирующая связь между фотосинтезом и фиксацией азота (G. R. South, A. Whittick, 1987): ГС — глутаминсинтетаза; ГОГАТ – глутаминоксоглутаратаминотрансфераза; Глу — глутаминовая кислота; Гли — глутамин

участия гетероцист. Внутри гетероцист создаются условия с малым содержанием кислорода. Этому способствуют толстые клеточные стенки и мощные слизистые чехлы, которые уменьшают диффузию атмосферных газов в клетку. Кислород и азот попадают в гетероцисты из соседних клеток через микроплазмодесмы.

В гетероцистах редуцируется фотосистема II, включая фикобилисомы, поэтому при фотолизе воды кислород не образуется. В то же время функционирует фотосистема I, и энергия света запасается в форме АТФ, которая используется затем при восстановлении азота. В гетероцистах азот накапливается сначала в виде цианофицина, позднее отдается соседним клеткам в форме глутамина, содержащего две аминогруппы. В вегетативной клетке из глутамина образуется глутаминовая кислота с одной аминогруппой, которая частично возвращается в гетероцисту, где к ней присоединяется NH_3. Движение соединений углерода и азота в соседнюю вегетативную клетку и назад в гетероцисту происходит через микроплазмодесмы (см. рис. 57).

Фиксация азота у цианобактерий зависит от многих факторов: уровня аммония и нитратов в окружающей среде; уровня серы, молибдена и железа, которые входят в состав кофакторов нитрогеназного комплекса; уровня кислорода в окружающей среде, который бывает достаточно высок для ингибирования нитрогеназы; ультрафиолетовое облучение также ингибирует нитрогеназу. Фиксация азота днем идет быстрее, чем ночью, так как при фотосинтезе образуется необходимая для этого процесса АТФ. Используя фиксацию азота, цианобактерии получают азот, необходимый для синтеза своих белков и дальнейшего роста, правда при наличии достаточного количества фосфатов, в то время как другие водоросли зависят от нитратов и аммония, растворенных в воде. Исследователи из НАСА, используя данные со спутника и наземных наблюдений за большими пылевыми облаками, покидающими преде-

лы Африки, отмечали, что пыль из Сахары, попадая в воды Мексиканского залива, увеличивает концентрацию железа в три раза, в результате чего популяция *Trichodesmium* вырастает примерно в десять раз.

Фиксация азота у цианобактерий, имеющих гетероцисты, может происходить также в их вегетативных клетках. Например, у *Anabaena variabilis* имеются две различные Мо-зависимые нитрогеназы. Одна функционирует только в гетероцистах как в аэробных, так и в анаэробных условиях, другая встречается и в гетероцистах, и в вегетативных клетках, но работает только в анаэробных условиях.

К фиксации азота способны некоторые цианобактерии и без гетероцист. Это одноклеточные *Cyanothece*, *Gloeothece*, *Synechococcus* и *Synechocystis*, нитчатые цианобактерии из родов *Lyngbya*, *Microcoleus*, *Oscillatoria* и *Trichodesmium*. Они способны фиксировать азот в аэробных условиях. Например, *Microcoleus chthonoplastes* и *Lyngbya aestuarii*, обитающие в морских цианобактериальных матах, разделили процессы фиксации азота и фотосинтеза во времени. Днем у них происходит фотосинтез, а ночью они фиксируют азот. Для этого у них в конце дня разбираются фикобилипротеины и перестает работать фотосистема II, быстро синтезируется нитрогеназа и начинается фиксация азота. К моменту накопления цианофицина нитрогеназа перестает работать, ресинтезируются фикобилипротеины, начинает работать фотосистема II и запускается оксигенный фотосинтез. Такое же разделение фиксации азота и фотосинтеза показано для *L. majuscula*, выделенной из прибрежных вод Занзибара.

Уникальная фиксация азота обнаружена у рода *Trichodesmium*: она происходит в световой период, но разделена с фотосинтезом в пространстве и во времени. Не все клетки колонии *Trichodesmium* способны к фиксации азота. Клетки, содержащие нитрогеназу, обычно более короткие, но в отличие от гетероцист не имеют утолщенной оболочки и деградированного содержимого. Нитрогеназа в них синтезируется утром, инактивируется днем и деградирует вечером и ночью.

Анаэробная и микроаэробная фиксация азота показана для *Chroococcidiopsis*, *Dermocarpa*, *Gloeocapsa*, *Hyella*, *Myxosarcina*, *Pleurocapsa*, *Xenococcus* и нитчатых *Lyngbya*, *Pseudanabaena*, *Plectonema*, *Phormidium*.

Размножение. Все живые клетки цианобактерий способны к *делению*. При делении одноклеточных особей одновременно осуществляется и *размножение*, деление же клеток многоклеточных и колониальных представителей обычно приводит к росту и далеко не всегда связано с их размножением. Деление клеток цианобактерий возможно в одной, двух, трех или многих плоскостях, и его направление сказывается на морфологической структуре особи. При последовательном делении в двух взаимно-перпендикулярных направлениях могут возникать таблитчатые колонии (*Merismopedia*, см. рис. 61, *В*), при делении в трех направлениях — кубические (например, *Eucapsis*). У ряда одноклеточных и колониальных представителей с шаровидными клетками (*Microcystis*, см. рис. 61, *А*) судить о направлении деления трудно.

У нитчатых форм деление клеток происходит чаще всего перпендикулярно к продольной оси. У некоторых представителей клетки одной нити могут делиться в двух или трех плоскостях, что приводит к образованию двух- или многорядных трихомов (например, *Stigonema*).

Для цианобактерий характерно деление клетки на две равные части — равное *бинарное деление*. Реже встречается неравное деление, например, при образовании экзоспор, когда от материнской клетки как бы отпочковывается меньшая по размерам дочерняя клетка. Бинарное деление клеток надвое происходит за счет врастания зачатков поперечной перегородки по типу ирисовой диафрагмы (от периферии к центру) до ее смыкания.

В ряде случаев дочерние клетки делятся только после достижения размера исходной клетки. Если деления быстро следуют друг за другом и клетки не дорастают до размеров материнской, тогда образуются *наноциты*.

Для цианобактерий наиболее характерно *вегетативное размножение*. Оно осуществляется простым делением пополам одноклеточных представителей, фрагментами колоний, фрагментацией нитей. В последнем случае могут формироваться *гормогонии* — особые фрагменты, способные к активному движению и служащие не только для размножения, но и для расселения видов.

Бесполое размножение цианобактерий осуществляется с помощью особых клеток, не имеющих утолщенных оболочек, — экзоспор и эндоспор. *Эндоспоры* (*беоциты*) образуются внутри эндоспорангия путем последовательного деления его протопласта или в результате одновременного распада на отдельные участки (см. рис. 61, *Д*). Беоциты (чтобы не путать с эндоспорами бактерий, лучше употреблять термин беоциты, а не эндоспоры) освобождаются после разрыва или ослизнения стенки эндоспорангия. *Экзоспоры* по сути своей представляют модифицированные эндоспоры. Они могут быть одиночными или формировать цепочки (см. рис. 61, *Г*).

Движение. Некоторые цианобактерии способны к движению, что дает им возможность занимать положение, оптимальное для световой экспозиции. Наиболее распространенный способ — *скольжение* — активное движение организма при контакте с твердым субстратом, когда отсутствуют какие-либо видимые специализированные органы, отвечающие за движение, и организм не может активно изменять форму тела. Скользящее движение свойственно одноклеточной *Cyanothece aeruginosa* и многим нитчатым цианобактериям. Скольжение часто сопровождается вращением трихома. Нитчатые представители способны к скольжению со скоростью 2—11 мкм/с. Существует несколько теорий, объясняющих движение синезеленых водорослей. Ранее считали, что его генератором являлась слизь, выделяемая через поры в клеточной стенке. В последнее время считают, что слизь не прямо вовлечена в движение. Наиболее распространенная современная точка зрения на механизм скольжения связана с наличием белковых микрофибрилл, расположенных снаружи от муреинового слоя. Фибриллы расположены по спирали вокруг клетки. Волна распространяется вдоль фибриллы и приводит к вращательному движению вперед всего организма посредством трения между фибриллами и субстратом. Вращательное скольжение встречается только у осциллаториевых цианобактерий, другие перемещаются без вращения. На молекулярном уровне белковые фибриллы охарактеризованы только у *Phormidium*, образующий их гликопротеин назван осциллином.

Морской вид *Synechococcus* плавает со скоростью 5—25 мкм/с. Его движение осуществляется без соприкосновения с субстратом, но механизм движения до конца не ясен. Показано, что движение стимулируется *хемотаксисом* (движение в ответ на градиент химического вещества) в область высоких концентраций питательных веществ.

На движение цианобактерий различным образом влияет освещение. Во-первых, свет определяет направление движения. Движение по направлению к источнику света называется *положительным фототаксисом*, в обратном направлении — *отрицательным фототаксисом*. Во-вторых, интенсивность света изменяет скорость движения (*фотокинез*). В-третьих, резкое увеличение или уменьшение интенсивности света быстро изменяет направление движения (*фотофобия*).

Экология и значение. Цианобактерии распространены повсюду. Они обычны в пресных водах в планктоне и бентосе стоячих и медленно текучих вод, в солоноватых и солёных водоемах. Цианобактерии — важные компоненты морского фитопланктона; среди бентосных представителей встречаются эпилитные (*Scytonema*) и эндолитные (*Mastigocoleus*). Цианобактерии можно найти как в горячих источниках и артезианских колодцах, так и на поверхности снега и влажных скал, на поверхности и в толще почв, в симбиозе с другими организмами.

Большинство цианобактерий — мезофильные организмы и живут в условиях, ограниченных температурными границами от 0 до 40 °С с оптимумом для роста между 20 и 35 °С. Среди них известны представители, растущие при 65—69 °С и сохраняющие жизнеспособность при 85 °С. Их обнаруживают на снегу, в озерах Антарктиды, а также в жарких пустынях, встречают в содовых и сульфатных озерах, в гиперсалинных водоемах. Цианобактерии предпочитают нейтральную или щелочную среду (*Spirulina platensis* доминирует в высокощелочных озерах, имея оптимум pH для роста между 8 и 11), хотя встречаются и в горячих кислых источниках. Некоторые виды развиваются на почвах птичьих базаров, активно пропитанных аммиачными соединениями. Ряд видов способен развиваться в анаэробных условиях, другие, наоборот, при широком доступе кислорода.

Цианобактерии вступают в ***симбиоз*** с широким кругом хозяев: с простейшими (*Paulinella chromatophora*), морскими губками (*Theonella* и *Siphonochalina*), эхиуридами (*Ikedosoms gogoshimense* и *Bonellia fuliginosa*). Среди фотосинтезирующих хозяев — покрытосеменные (*Gunnera*), голосеменные (*Cycas*, *Zamia*), папоротники (*Azolla*), моховидные (*Blasia*, *Anthoceros*, *Sphagnum*) и лишайники. Значение цианобактерий как симбионтов может заключаться в том, что они иногда защищают своего партнера от высокой интенсивности света, снабжают его органическими веществами, обеспечивают соединениями азота. В то же время от хозяина они получают защиту от неблагоприятных факторов внешней среды, а также необходимые для роста органические вещества. Лишь немногие симбиотические ассоциации цианобактерий с различными организмами являются облигатными. Большинство цианобактерий способны расти самостоятельно, хотя хуже, чем в симбиозе.

Цианобактерии формируют два типа объединений с другими организмами — *внеклеточные* и *внутриклеточные*. Наиболее широко распространено внеклеточное объединение с грибами в лишайниках. Цианобактерии входят в состав 8 % видов лишайников и вступают в лишайниковый симбиоз с примерно 1700 видами грибов. Наиболее обычный цианобионт — носток. В лишайниковом симбиозе цианобактерия в процессе фотосинтеза фиксирует углерод и отдает глюкозу грибу, который превращает ее в маннит, трегалозу и другие углеводы. Азотфиксирующие виды цианобактерий в лишайниках содержат больше гетероцист, чем свободноживущие.

В течение уже нескольких столетий на рисовых полях используется в качестве удобрения водный папоротник азолла. В его листьях имеются полости, содержащие *Anabaena azollae* (анабена может жить свободно без папоротника) (рис. 58). Цианобактерия фиксирует азот, который используется папоротником. Количество гетероцист у анабены при симбиозе возрастает в несколько раз. Симбионт в папоротнике фиксирует в день около 3 кг атмосферного азота на гектар.

Морские губки образуют симбиоз с цианобактериями, которые вовлечены в синтез характерных вторичных метаболитов губок. Эти метаболиты токсичны и защищают губок от выедания их рыбами. Цианобактерия *Aphanocapsa feldmanii*, обнаруженная в клетках губок тепловодных регионов, функционирует как пластида.

Ряд цианобактерий образуют симбиоз с фотосинтезирующими диатомеями из родов *Epithemia*, *Rhopalodia*, *Denticula* и выступают в нем как фиксаторы азота. Например, пресноводная диатомея *Rhopalodia gibba* имеет внутриклеточного симбионта — одноклеточную, способную к фиксации азота цианобактерию.

Вместе с *Trichodesmium* внутриклеточным цианобионтом некоторых видов диатомовых из *Rhizosolenia* и всех видов *Hemiaulus* является *Rhichelia intracellularis*. Нити *Rhichelia* не видны при световой микроскопии, их можно обнаружить только с помощью эпифлюоресцентного микроскопа. В настоящее время подсчитано, что *Rhichelia* встречается в 98 % клеток *Hemiaulus* в водах у Багамских островов и в Карибском море. Причем в прибрежных водах, богатых азотом, *Rhizosolenia* растет без *Rhichelia*, которая не способна к самостоятельному росту.

Другой пример внутриклеточного симбиоза — азотфиксирующая цианобактерия *Nostoc punctiforme* в цитоплазме почвенного гриба *Geosiphon*, причем

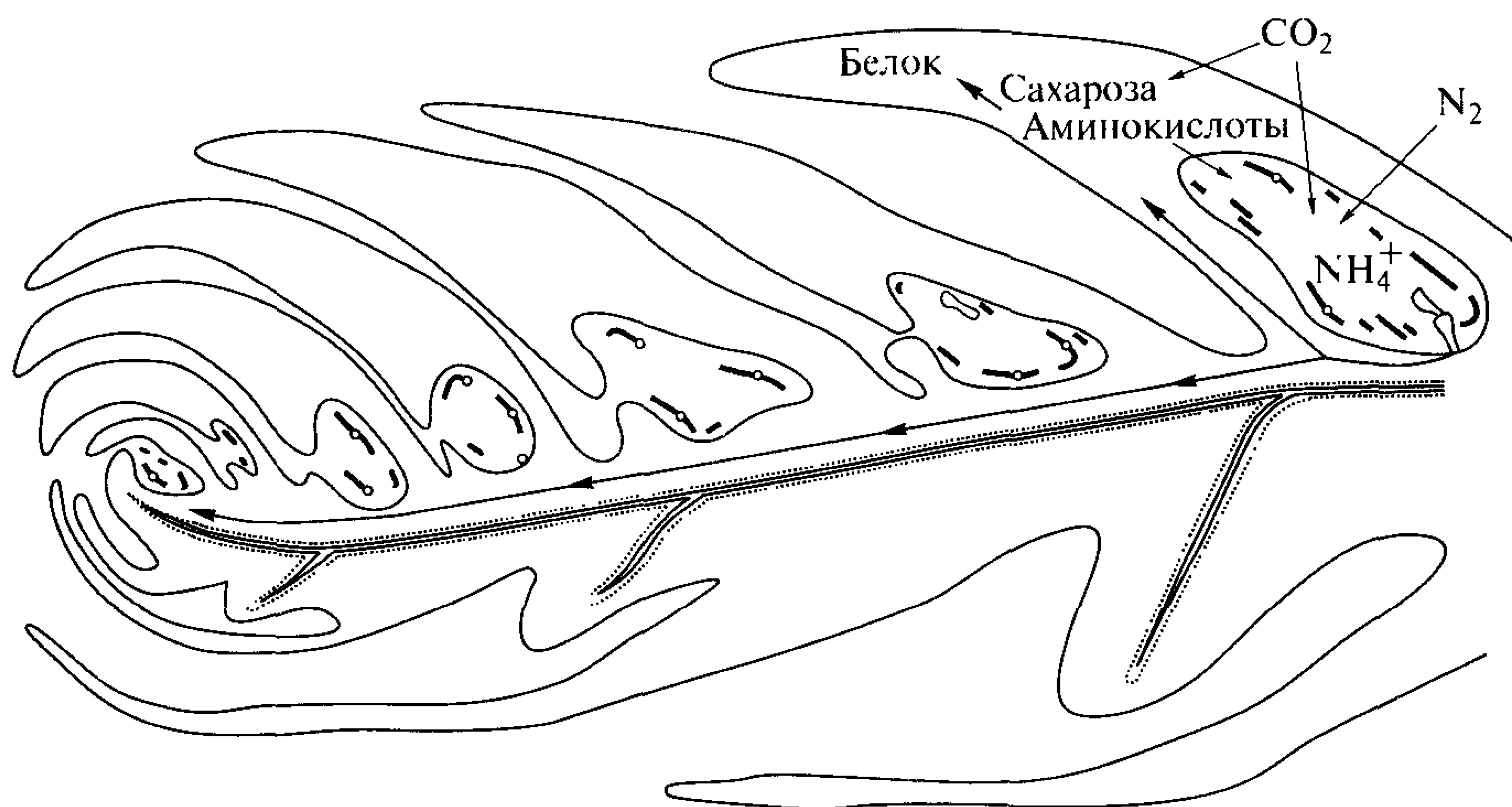


Рис. 58. Продольный разрез через ось папоротника *Azolla*, показывающий различные стадии замыкания полостей на листьях, содержащих симбиотическую водоросль *Anabaena azollae* (G. R. South, A. Whittick, 1987)

оба партнера могут расти раздельно. Эта ассоциация интересна еще и тем, что встречается совместно со мхом, чей культуральный фильтрат может поддерживать рост гриба.

Синезеленые водоросли играют существенную роль в природе. Эти наиболее древние организмы с оксигенным фотосинтезом преобладали на Земле в период примерно 3—0,5 млрд лет назад. Благодаря им атмосфера постепенно менялась от бескислородной к кислородной.

Синезеленые водоросли могут играть ключевую роль в водных экосистемах. В открытом океане бóльшая часть суммарной фотосинтетической продукции приходится на пикопланктон. Пикопланктон состоит в основном из одноклеточных коккоидных синезеленых водорослей. Это водоросли из родов *Synechococcus* и *Synechocystis*, обнаружить которые удалось с использованием флуоресцентной микроскопии, а также прохлорофитовая водоросль *Prochlorococcus*. Подсчитано, что 20 % фотосинтетической продукции океанов дают планктонные цианобактерии.

Обладая способностью к фиксации азота, синезеленые водоросли принимают активное участие в обогащении почв и водоемов этим элементом, участвуя в его круговороте в природе. Фиксировать атмосферный азот способны как свободноживущие, так и симбиотические цианобактерии.

Многие из цианобактерий способны селиться на бесплодных субстратах, где принимают участие в процессе формирования первичных почв.

Некоторые цианобактерии, такие как носток, способны секретировать антибиотики *бактериоцины*. Эти белковые антибиотики активны против прокариотических штаммов, тесно связанных с продуцентом организмов. Другой антибиотик, активный против широкого круга цианобактерий и эукариотных водорослей, — *цианобактерин*, образуемый видом *Scytonema hofmanii*. Полагают, что эти антибиотики, возможно, играют активную роль в выживании продуцирующих их организмов, ингибируя рост других.

Хозяйственное значение синезеленых водорослей состоит в том, что: 1) некоторые представители съедобны; 2) азотфиксирующие формы можно использовать для повышения плодородия почв; 3) применяются для предотвращения «цветения» воды в водоемах. Так, некоторые виды ностока и спирулины человек использует в пищу и как пищевые добавки. Лепешки из спирулины служили пищей ацтекам в доколумбовские времена. Ее собирают и едят в районе озера Чад (Африка). В последние годы ее активно культивируют в ряде стран, в том числе в России. В Китае, например, в 1996 г. работало более чем 80 заводов по производству спирулины, суммарная продукция которой в виде сухого порошка достигала 400 т.

В последние годы возрос интерес к цианобактериям как модельным системам в исследованиях по фотосинтезу, фиксации азота, клеточной дифференцировке, эволюции пластид.

Среди синезеленых водорослей есть патогенные виды, вызывающие заболевания кораллов. *Phormidium corallyticum* является доминантом в микробной ассоциации, которая вызывает гибель рифовых кораллов. Болезнь, получившая название «черная подвязка», распространяется со скоростью несколько миллиметров в день. Нити формидиума способствуют внедрению в кораллы бактериального мата, в который входят серобактерии *Beggiatoa*. Они создают аноксигенные условия и образуют сероводород, что приводит к гибели кораллов.

Обильно развиваясь в летнее время в прудах, озерах, водохранилищах, синезеленые водоросли причиняют значительный ущерб, засоряя фильтрующие системы водоочистительных сооружений, вызывают проблемы с питьевой водой, придавая ей землистый, затхлый, травянистый запах, который обусловливают вещества геосмин и метилизоборнеол (MIB). Они формируют токсичные «цветения» воды, вызывая заболевания животных и человека. Известно около 30 видов цианобактерий, участвующих в образовании токсичных приливов.

Первое научное сообщение о потенциальной токсичности цианобактериального цветения воды было сделано в 1878 г. С ней связывали гибель домашних животных (овец, лошадей, свиней, собак), пьющих воду из озера Александрина в Австралии, в котором наблюдалось цветение воды. Организм, вызывающий такое цветение, позднее был описан как *Nodularia spumigena*, а токсин получил название нодулярин.

Цианотоксины. Считают, что цианотоксины ежегодно становятся причиной значительных потерь в животноводстве во всем мире, особенно в жаркие летние месяцы, при массовом развитии токсичных синезеленых водорослей, попадающих вместе с питьевой водой в желудочно-кишечный тракт животных. Отравления людей встречаются значительно реже. Наибольшему риску при употреблении питьевой воды, содержащей токсины, подвергаются дети (они потребляют воды больше в пропорции к весу их тела, чем взрослые) и люди с заболеваниями печени и почек.

К настоящему времени список синезеленых водорослей, выделяющих токсины, насчитывает несколько десятков видов. В табл. 3, составленной по литературным данным, приведены роды цианобактерий и обнаруженные у них токсины.

По способу действия токсины цианобактерий можно разделить на гепатотоксины, нейротоксины, цитотоксины, дерматотоксины.

Гепатотоксины вызывают кровоизлияние в печени и повреждают другие внутренние органы. Они могут вызывать видимые расстройства, гастроэнтериты, тошноту, рвоту, мышечную слабость. Эти токсины действуют медленнее, чем нейротоксины, но их опасность возрастает при длительном употреблении небольших концентраций с питьевой водой. Высокие дозы гепатотоксинов приводят к смерти, хроническая подверженность низкими дозами может вызвать увеличение печени, почек и опухоли. Гепатотоксины образуются несколькими родами цианобактерий: *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Cylindrospermopsis*, *Microcystis*, *Nodularia*, *Nostoc* и др. Гепатотоксины делятся на три группы: гептапептиды (микроцистины), пентапептиды (нодулярины), алкалоиды (цилиндроспермопсин).

Микроцистины (циклические пептиды, образованные в результате нематричного синтеза) образуются представителями ряда родов синезеленых водорослей. Более обычны эти токсины для рода *Microcystis*, давшего название токсину. Токсин состоит из семи аминокислот (рис. 59). В настоящее время известно около 60 различных идентифицированных микроцистинов, которые отличаются друг от друга двумя аминокислотами и наличием или отсутствием метилирования определенных аминокислот. Имеются сообщения о смертельных случаях среди людей, вызванных микроцистинами. Так, в 1996 г. в Каруару (Бразилия) при использовании для гемодиализа воды, которая содержала

Таблица 3

Токсины цианобактерий

Род*	Образуемый токсин
Anabaena	Анатоксины, микроцистины, сакситоксины, липополисахариды
Anabaenopsis	Микроцистины, липополисахариды
Anacystis	Липополисахариды
Aphanizomenon	Сакситоксины, цилиндроспермопсин, анатоксины, липополисахариды
Cylindrospermopsis	Цилиндроспермопсин, сакситоксины, липополисахариды
Cylindrospermum	Анатоксин-*a*
Hapalosiphon	Микроцистины, липополисахариды
Lyngbya	Аплизиатоксины (морские виды), лингбиатоксин-*a*, сакситоксины (только у *Lyngbya wollei)*, липополисахариды
Microcystis	Микроцистины, цианопептолины, липополисахариды, анатоксин-*a*
Nodularia	Нодуларин, липополисахариды
Nostoc	Микроцистины, липополисахариды
Phormidium	Анатоксины, липополисахариды
Planktothrix	Анатоксины, аплизиатоксины, микроцистины, сакситоксины, анабенопептины, липополисахариды
Raphidiopsis	Цилиндроспермопсин и его производное
Schizothrix	Аплизиатоксины, липополисахариды
Synechococcus	Липополисахариды
Trichodesmium	Анатоксины
Umezakia	Цилиндроспермопсин, липополисахариды

* Не все виды внутри рода способны образовывать токсины.

микроцистины, пострадали 83 пациента, из них 55 умерли от различных повреждений печени.

Нодуларин образуется *Nodularia spumigena*. Токсин состоит из пяти аминокислот, три из которых входят и в состав микроцистинов (см. рис. 59). Известно, по крайней мере, пять природных аналогов нодуларина. По своему действию он сходен с микроцистином. Сообщений о смертельных исходах от этого токсина у людей нет, но он представляет потенциальную опасность, так как может накапливаться в морепродуктах.

Цилиндроспермопсин (см. рис. 59) образуется тремя видами цианобактерий: *Cylindrospermopsis raciborskii*, *Aphanizomenon ovalisporum* и *Umezakia natans*. Имеются сообщения из Австралии о нескольких случаях гепатоэнтерита, связанных с питьевой водой, загрязненной этим токсином.

Нейротоксины — алкалоиды (азотсодержащие соединения с низким молекулярным весом), которые блокируют передачу сигнала от нейрона к нейрону

и воздействуют так же, как нейромышечные блокаторы. Нейротоксины приводят к смерти вследствие паралича периферических скелетных мышц, а затем дыхательной мускулатуры. Смерть может наступить через 2—12 ч. Известны два типа нейротоксинов, выделяемых цианобактериями, — анатоксины и сакситоксины. *Анатоксины* (см. рис. 59) образуются цианобактериями из родов анабена, афанизоменон и осциллатория (в широком смысле). Они усиливают эффект ацетилхолина (блокируют холинэстеразу), вызывая паралич. *Сакситоксины* (см. рис. 59) известны так же, как токсины паралитического отравления моллюсками. Их нейротоксический эффект связан с блокированием натриевых каналов в нервных клетках. К сакситоксинам относятся: гоаулотоксин, С-токсины, декарбамильные сакситоксины и группа *Lyngbya-wollei*-токсинов.

Цитотоксины воздействуют на клетки внутренних органов. Например, цилидроспермопсин помимо гепатотоксического оказывает цитотоксическое воздействие. Известно, что причиной отравления в 1979 г. одновременно 148 человек в Австралии было цитоксическое действие цилиндроспермопсина.

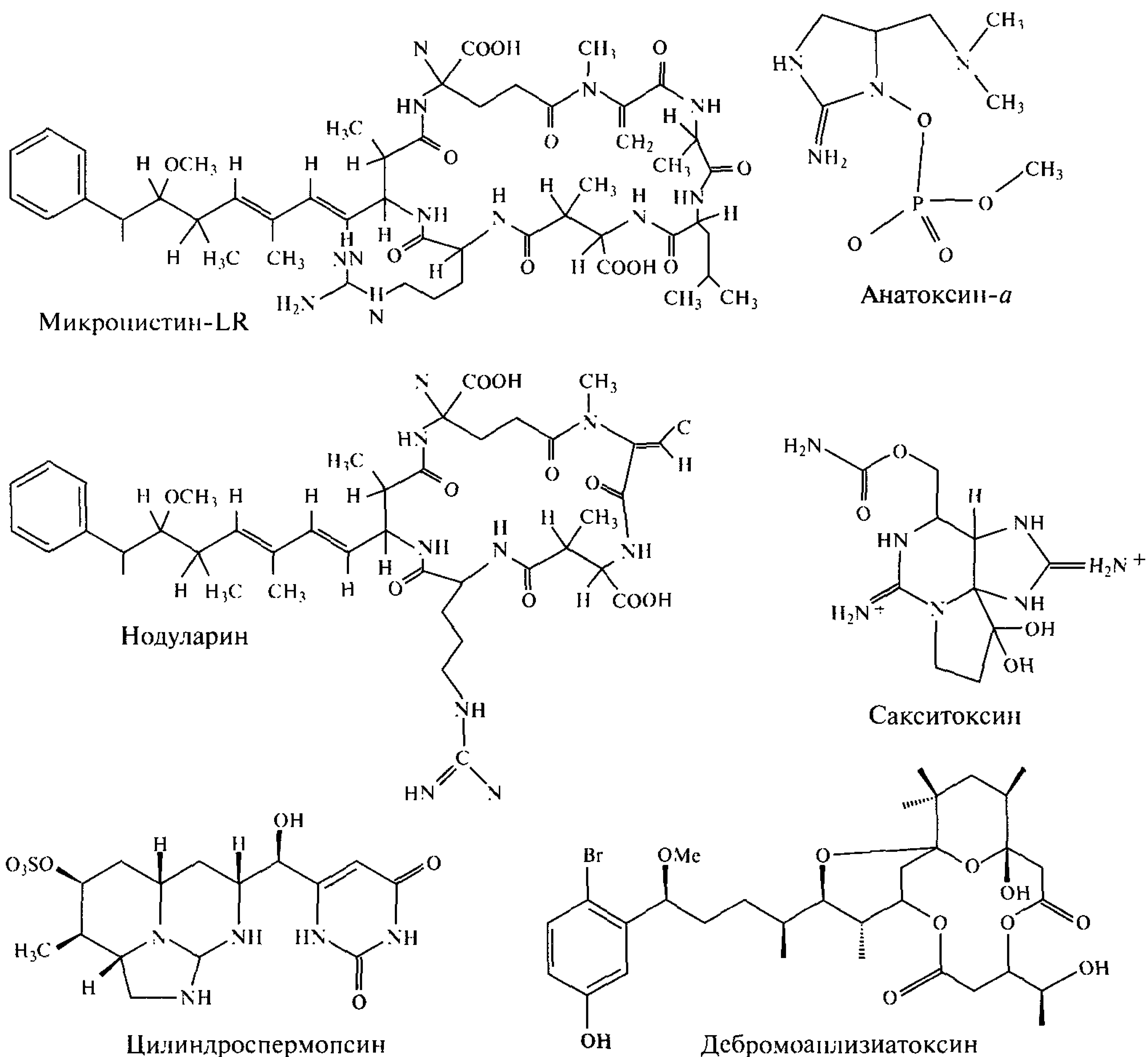


Рис. 59. Строение некоторых цианотоксинов

Дерматотоксины представлены эндо- и аплизиатоксинами. *Эндотоксины* — группа липополисахаридов клеточной стенки цианобактерий, которые при контакте вызывают различные дерматиты, конъюнктивиты и аллергии у людей после купания в водоемах. Эндотоксины могут вызывать также рвоту, тошноту, озноб, головные боли, раздражения дыхательных путей.

Аплизиатоксины (см. рис. 59) образуются морскими цианобактериями, обладают дерматотоксичным действием, вызывая воспаления кожи. Они также потенциальные агенты возникновения опухолей.

Филогения. Синезеленые водоросли, возможно, произошли от эубактерий, однако они обладают рядом отличий (структурное разнообразие, оксигенный фотосинтез, наличие гетероцист и отсутствие бактериальных эндоспор и др.), что позволяет предполагать их раннее расхождение с общей ветвью эубактерий. Наиболее древние ископаемые находки цианобактерий из Западной Австралии датируются возрастом в 3,5 млрд лет. В этих отложениях найдены различные типы многоклеточных нитей, напоминающих современных *Oscillatoria*, а также современных нефотосинтезирующих бактерий. Статистическое сравнение размеров клеток ископаемых образцов с размерами клеток современных цианобактерий и нитчатых бактерий позволяет полагать, что ископаемые представители более близки к цианобактериям. Использование методов геносистематики с анализом последовательности 16S рРНК также показал, что фила Cyanobacteria является одной из наиболее архаичных ветвей эволюционного дерева Bacteria. Другое доказательство древнего происхождения цианобактерий — это строматолиты из Западной Австралии, возраст которых 2,7 млрд лет. В них обнаружены нитчатые цианобактерии.

Эволюцию синезеленых водорослей можно проследить по ископаемым находкам и сравнению нуклеотидных последовательностей ряда генов. Самыми древними были одноклеточные коккоидные представители. Возможно, нитчатые возникли от коккоидных в результате нерасхождения клеток при делении. Применение методов молекулярной биологии в тандеме с палеонтологическими позволило сделать предположение, что появление цианобактерий, имеющих гетероцисты и акинеты, возможно, произошло между 2,4 и 2 млрд лет назад. Вероятно, самый молодой порядок синезеленых водорослей — стигонемовые: находок представителей этого порядка докембрийского возраста нет. Прохлорофитовые водоросли ранее выделяли или в отдел Prochlorophyta или порядок Prochlorales, однако изучение последовательностей нуклеотидов генов 16 S рРНК, *rpo1*, *psb A* показало, что они представляют гетерогенную группу и должны быть разнесены в разные порядки среди цианобактерий (рис. 60).

Таксономия. В настоящее время среди специалистов нет единогласия относительно таксономии и номенклатуры этого отдела. Нет также единого мнения, что считать видом при отсутствии полового размножения у синезеленых водорослей: широкие виды с экологическими вариантами или узкие виды с близкой морфологией, либо единственной реальной категорией следует считать штаммы.

Существует несколько точек зрения на номенклатуру цианофит. Приверженцы одной из них выдвигают требования о подчинении номенклатуры правилам Международного кодекса номенклатуры бактерий, и тогда цианобактерии возводятся до ранга класса синезеленых фотобактерий в отделе фотобак-

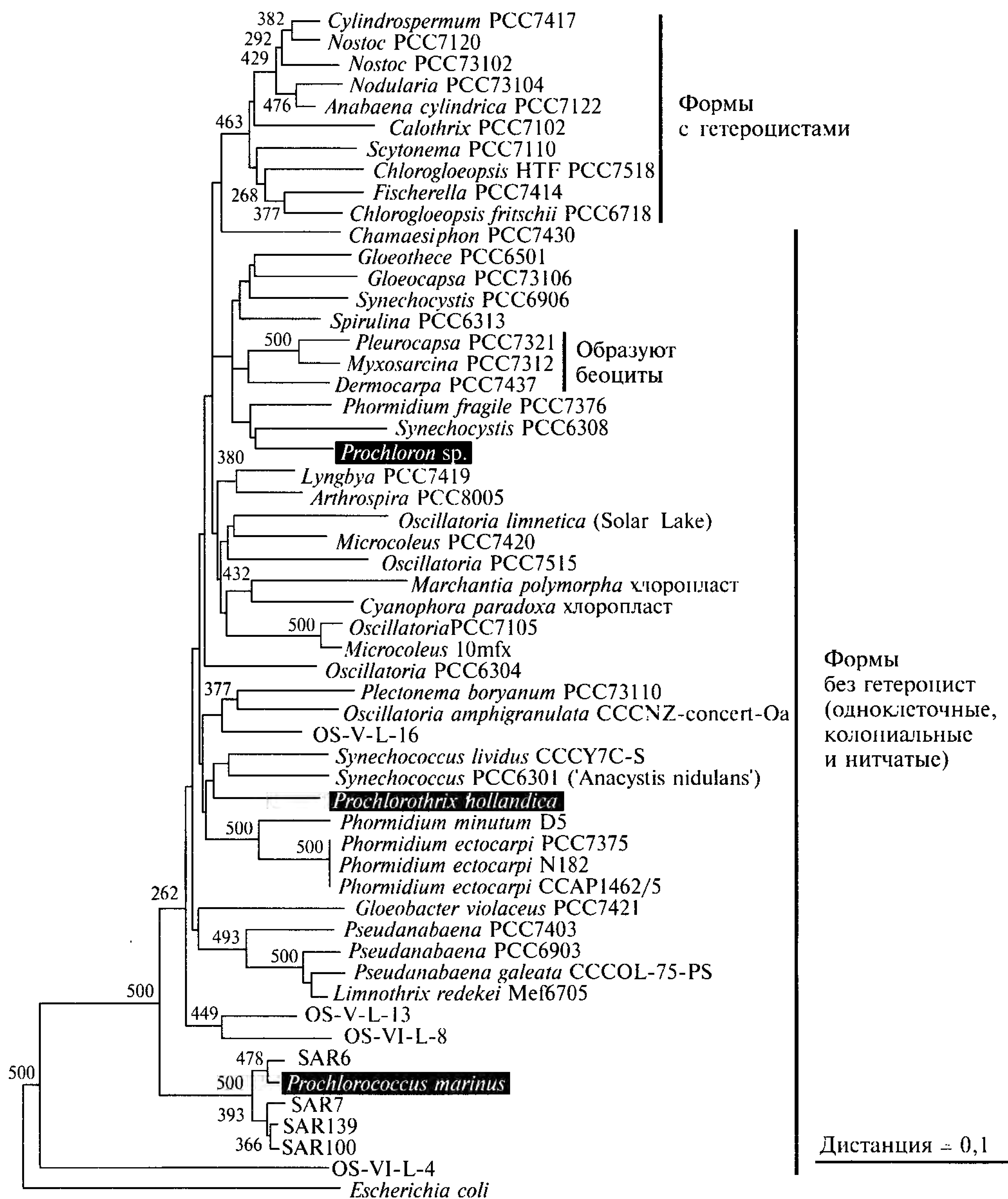


Рис. 60. Филогенетическое дерево синезеленых водорослей (цианобактерий), основанное на сходстве нуклеотидной последовательности в 16S рДНК (вертикальная ось — эволюционные расстояния между таксонами) (L. E. Graham, L. W. Wilcox, 2000)

терий. Подчинение этому кодексу подразумевает использование штаммов как номенклатурных типов видов, что значительно затруднено у цианобактерий, поскольку у многих из них при определенных условиях задерживается развитие на промежуточных стадиях, к тому же аксеничные культуры, необходимые для описания таксонов, получены для сравнительно немногих представителей.

Противоположная точка зрения подчиняет номенклатуру бактерий Международному кодексу ботанической номенклатуры, по которому создание нового таксона основывается на латинском описании, сопровождаемом рисунками или фотографиями. Но многие морфологические признаки, используемые для выделения видов, такие как размеры трихомов, форма чехла, образование гетероцист, во многом зависят от внешних условий, поэтому ряд описанных видов могут быть не более чем экотипами одного вида.

Во многих современных сводках по водорослям синезеленые водоросли относят к единственному классу Cyanophyceae, по крайней мере с пятью порядками: Chroococcales, Pleurocapsales, Oscillatoriales, Nostocales, Stigonematales (в некоторых системах порядки Chroococcales и Pleurocapsales объединяют в один). К этим порядкам относят около 150 родов и 2 000 видов (возможно, много больше или меньше). Анализ последовательностей 16S рРНК некоторых синезеленых водорослей, относящихся к указанным порядкам, показал, что порядки Pleurocapsales, Nostocales и Stigonematales, возможно, естественные, в то время как Chroococcales и Oscillatoriales — гетерогенные и содержат филогенетически несвязанные виды.

Порядок хроококковые (субсекция I) — Chroococcales (Subsection I)

Порядок содержит одноклеточные и колониальные цианобактерии, размножающиеся делением либо в одной, либо в двух-трех плоскостях, включая образование наноцитов и почкование.

Род прохлорон — Prochloron (см. рис. 56, *Б*). Этот одноклеточный представитель описан в 1976 г. как эндосимбионт колониальных асцидий рода *Didemnium*, обитающих в мангровых зарослях и коралловых рифах. Клетки имеют диаметр 6—30 мкм, размножаются бинарным делением. Имеются хлорофиллы *a*, *b* и хлорофилл *c*-подобный пигмент. Отсутствуют фикобилиновые пигменты. Тилакоиды собраны в граны. Некоторые формы способны фиксировать азот на свету.

Род прохлорококкус — Prochlorococcus. Этот одноклеточный коккоидный представитель — важный компонент океанического фитопланктона. Обилен в олиготрофных водах, встречается в Мировом океане с 40° с.ш. до 40° ю.ш. Может быть обнаружен от поверхности и до глубины 250 м и более, куда проходит только 0,1 % света. Достигает максимальной концентрации $7 \cdot 10^5$ клеток на 1 мл. Низкие температуры (ниже 10 °С) летальны для рода. Клетки элипсоидные, ширина 0,5—0,6 мкм, длина 0,7—0,8 мкм. Имеет хлорофиллы *a*, *b*, некоторые штаммы — хлорофилл *c*-подобный пигмент; в небольших количествах присутствует фикоэритрин.

Род микроцистис — Microcystis (рис. 61, *А*). Эта колониальная водоросль широко распространена в пресноводном планктоне. Колонии сферической или неправильной формы, шаровидные клетки погружены в слизь. Клетки могут делиться в любых направлениях. Клетки многих видов содержат газовые вакуоли. Развиваясь в массе, может вызывать цветение воды. Некоторые виды токсичны.

Род глеокапса — Gloeocapsa (рис. 61, *Б*). Водоросль образует колонии. Клетки овальной или эллипсоидной формы. Каждая клетка покрыта слизистым чехлом. При делении ослизняющиеся стенки материнских клеток сохраняются

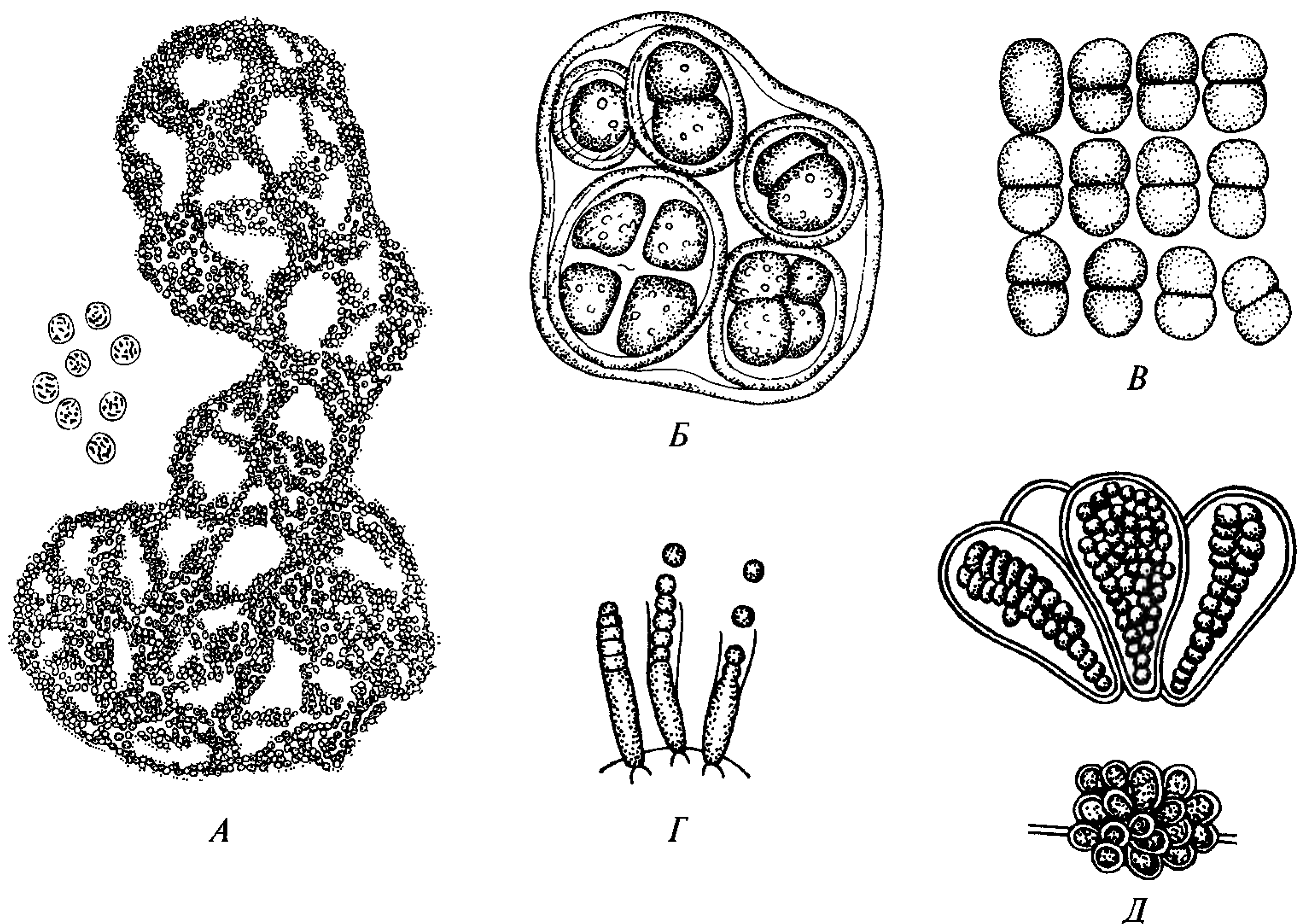


Рис. 61. Хроококковые и плеврокапсовые синезеленые водоросли (М. М. Голлербах и др., 1953):

А — *Microcystis* (общий вид колонии и отдельные клетки); *Б* — *Gloeocapsa*; *В* — *Merismopedia*; *Г* — *Chamaesiphon* (образование экзоспор); *Д* — *Dermocarpa*

вокруг дочерних. В результате таких делений образуется сложная система вставленных друг в друга слоистых оболочек. Чаще всего чехлы бесцветные, но у некоторых видов окрашены в желтые или коричневые цвета. Встречается в пресных водах и в наземных условиях обитания (на влажных камнях, скалах, стенах), как фикобионт в некоторых лишайниках.

Род мерисмопедия — Merismopedia (рис. 61, *В*). Водоросль образует плоские таблитчатые колонии, образованные шаровидными клетками, делящимися только в двух направлениях. Преимущественно обитает в пресных водах, но встречается и в морях.

Род хамесифон — Chamaesiphon (рис. 61, *Г*). Эта одноклеточная эпифитная водоросль широко распространена в пресных водах. Эллиптические клетки прикрепляются к субстрату основанием, покрыты слизистым чехлом, открытым на вершине. Размножается экзоспорами, отшнуровывающимися на вершине клетки и отпадающими по мере образования.

Порядок плеврокапсовые (субсекция II) — Pleurocapsales (Subsection II)

Порядок включает одноклеточных, колониальных и нитчатых (ветвящихся и неветвящихся) представителей, которые размножаются беоцитами (эндоспорами).

Род дермокарпа — Dermocarpa (рис. 61, *Д*). Эта водоросль представлена шаровидными, яйцевидными или булавовидными клетками, растущими часто группами. Беоцитов может быть четыре и более; освобождаются через разрыв стенки на верхушке материнской клетки; подвижные. Встречается как в пресной, так и в морской воде.

Порядок осциллаториевые (субсекция III) — Oscillatoriales (Subsection III)

Порядок включает многоклеточные гомоцитные одноосевые трихомы с влагалищем или без. Правильное ветвление отсутствует (фальшивое ветвление встречается редко). Размножение гормогониями.

Род прохлоротрикс — Prochlorothrix. Эта водоросль — пресноводный представитель с гомоцитными нитями, состоящими из удлиненных клеток. Имеет хлорофиллы *a* и *b*. Хорошо растет на минеральных средах.

Род осциллатория — Oscillatoria (рис. 62, *А*). Нитчатая водоросль широко распространена в морях, пресных водоемах, горячих источниках и наземных местообитаниях. Трихомы цилиндрические, свободноживущие, гомоцитные, отсутствуют хорошо развитые слизистые чехлы. Размножаются с помощью гормогониев, нить распадается по «жертвенным» клеткам. Некоторые штаммы способны фиксировать азот. Характерно своеобразное колебательное (осциллаторное) движение, сопровождающееся вращением вокруг своей оси и ее поступательным движением. В последние годы проведена ревизия рода, и многие представители выделены в новые роды — *Planktothrix*, *Limnothrix*, *Tychonema*, *Trichodesmium*.

Род триходесмиум — Trichodesmium (рис. 62, *Б*). У триходесмиума нити гомоцитные, формируют колонии, видимые невооруженным глазом. Это обычный представитель в открытом океане в субтропических и тропических широтах, может вызывать видимые приливы. Осуществляет значительный вклад в

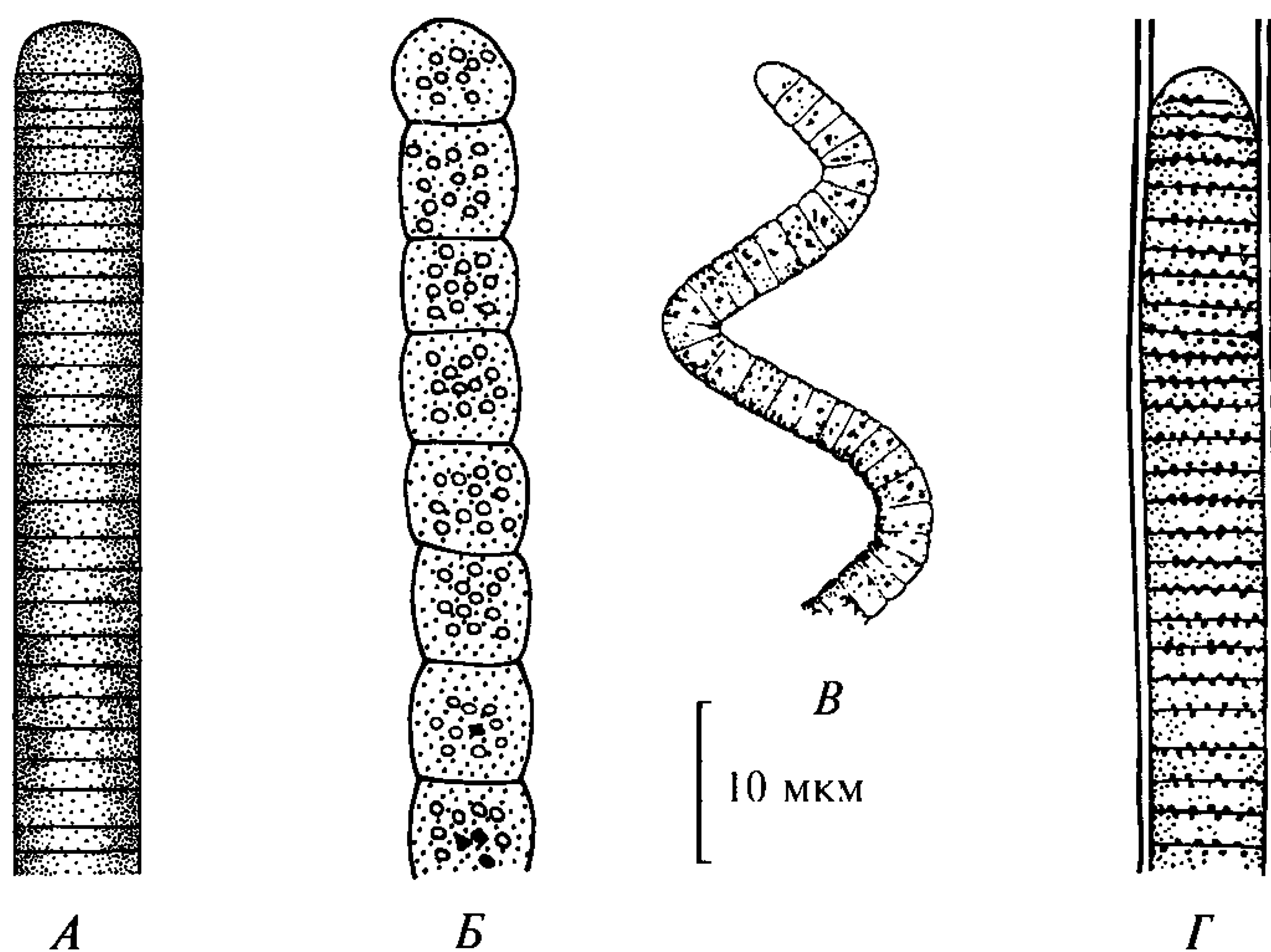


Рис. 62. Осциллаториевые синезеленые водоросли (М. М. Голлербах и др., 1953; *Б* — R. E. Lee, 1999):

А — Oscillatoria; *Б — Trichodesmium*; *В — Spirulina*; *Г — Lyngbya*

фиксацию азота в океане (порядок фиксации сравним с фиксацией бобовыми растениями).

Род спирулина — Spirulina (рис. 62, *В*). По внешнему виду спирулина близка к осциллатории, имеет гомоцитные трихомы, скрученные в правильную спираль; поперечные перегородки не видны при световой микроскопии. Встречается в морских и пресных водах, включая содовые озера. Активно культивируется в ряде стран.

Род лингбия — Lyngbya (рис. 62, *Г*). Нитчатая водоросль широко распространена в морях и пресных водах. Трихомы гомоцитные, покрыты плотным слизистым чехлом, неподвижные. Размножение подвижными гормогониями. Некоторые штаммы способны фиксировать азот.

Порядок ностоковые (субсекция IV) — Nostocales (Subsection IV)

Порядок включает одноосевые трихомы с чехлами или без чехлов, с гетероцистами и/или акинетами, без настоящего ветвления. Размножение гормогониями.

Род носток — Nostoc (рис. 63, *А*). Колонии этой водоросли макроскопические до 1 см в поперечнике, реже достигающие размера сливы или куриного яйца; шаровидные, эллипсоидные, позднее у многих видов распростертые; снаружи плотные, хрящеватые, внутри студенистые. В центре слизи располагаются извитые неветвящиеся нити, состоящие из бочонкообразных вегетативных клеток, более крупных спор и блестящих гетероцист. Акинеты часто собраны в цепочки. Размножение гормогониями. По внешнему виду гормогонии отличаются от зрелых трихомов отсутствием гетероцистов, более быстрым движением, меньшими размерами и формой клеток, количеством газовых вакуолей. Встречается носток в пресных водах и на почве. Некоторые представители вступают в симбиоз с растениями, являются компонентом лишайников. По крайней мере 3 вида используют в пищу. В культуре ностока в 1889 г. впервые была показана способность цианобактерий фиксировать азот.

Род анабена — Anabaena (рис. 63, *Б*). Трихомы близки по внешнему виду к ностоку, но не объединены в оформленные слизистые колонии. Гетероцитные нити прямые или изогнутые, состоят из округлых клеток. Гетероцисты интеркалярные или терминальные. Размножение гормогониями, не отличающимися по внешнему виду от зрелых трихомов. Виды рода, широко распространяясь в пресных водоемах, могут вызывать «цветение воды». Анабена вызывает также «цветение воды» в Балтийском море. Некоторые штаммы токсичны. Род немонофилетичный, нуждается в ревизии, недавно из него был выделен род *Trichormus.*

Род афанизоменон — Aphanizomenon (рис. 63, *В*). Водоросль с гетероцитными, прямыми трихомами. Формирует колонии из пучков нитей без слизистой обертки. Вызывает летнее цветение воды в пресных водоемах и в Балтийском море. Образует токсин цилиндроспермопсин. Род немонофилетичный.

Род калотрикс — Calothrix (рис. 63, *Г*). У калотрикса трихомы гетероцитные бичевидные (уменьшающиеся по толщине от основания к периферии); на расширенном конце расположена базальная гетероциста, противоположный конец вытянут в волосок. Трихом одет чехлом, ветвление ложное. У некоторых видов известны споры. Обитает на камнях в морских и пресных водах. Некоторые виды входят в состав морских лишайников из рода лихина (*Lichina*).

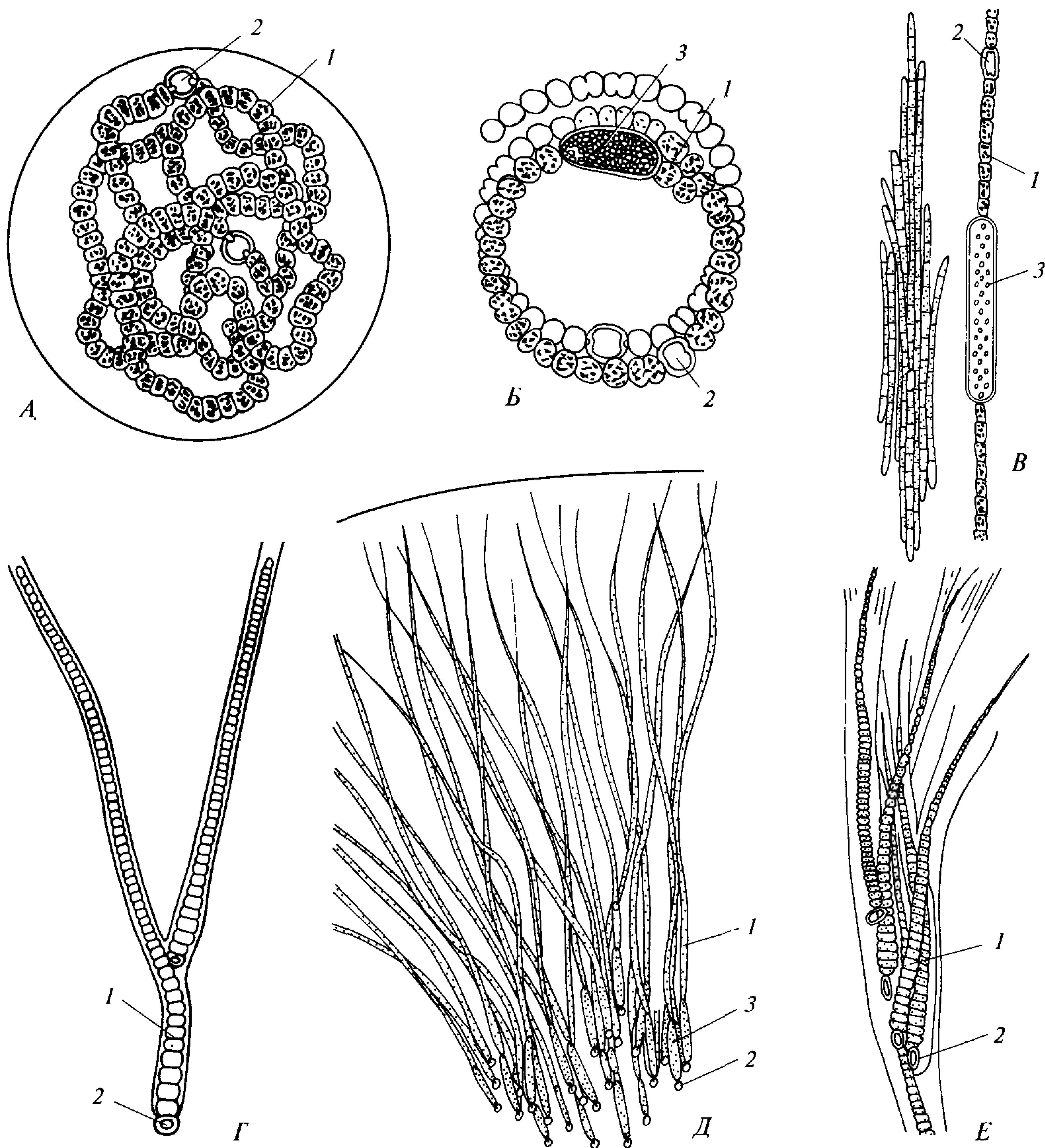


Рис. 63. Ностоковые синезеленые водоросли (М. М. Голлербах и др., 1953; Н. В. Кондратьева, 1988; B.Fott, 1956):

А — *Nostoc* (молодая колония); *Б* — *Anabaena*; *В* — *Aphanizomenon* (слева — колония, справа — отдельный трихом); *Г* — *Calothrix*; *Д* — *Gloeotrichia*; *Е* — *Rivularia*; *1* — вегетативная клетка; *2* — гетероциста; *3* — акинета

Род ривулярия — Rivularia (рис. 63, *Е*). Колониальная водоросль с гетероцитными бичевидными трихомами, часто заканчивающимися бесцветным волоском. В основании каждой нити имеется гетероциста. Встречается фальшивое ветвление, нити покрыты слизистыми чехлами. В слизистых колониях нити расположены радиально. Встречается в пресных водах и на морских побережьях.

Род глеотрихия — Gloeotrichia (рис. 63, *Д*). Колонии студенистые, шаровидные или бесформенные, прикрепленные или свободно плавающие. Бичевидные нити внутри колонии располагаются радиально, более широким концом (с гетероцистой и спорой) обращены к центру шара. Спора длинная, образована за счет слияния нескольких клеток. Встречается в пресных водах.

Порядок стигонемовые (субсекция V) — Stigonematales (Subsection V)

Порядок включает одноосевые и многоосевые гетероцитные трихомы с истинным ветвлением. Размножение гормогониями.

Род стигонема — Stigonema (рис. 64, *А*). Трихомы гетероцитные, состоят из нескольких рядов клеток, ветвление истинное, всестороннее. Влагалища широкие, нередко слоистые. Клетки большей частью шаровидные или бочонковидные. Гетероцисты боковые и интеркалярные. Споры редки. Встречаются в пресных водах и на влажных скалах и почве в виде кустистых, подушкообразных и корковидных дерновинок. Некоторые представители входят как фикобионт в лишайники.

Род мастигокладус — Mastigocladus (рис. 64, *Б*). Таллом сложноветвящийся, гетероцитный. Ветвление истинное и ложное. Клетки основных нитей более или менее шаровидные, клетки ветвей удлиненно-цилиндрические. Влагалища узкие, крепкие или ослизняющиеся. Гетероцисты интеркалярные, споры не известны. Широко распространен в термальных источниках.

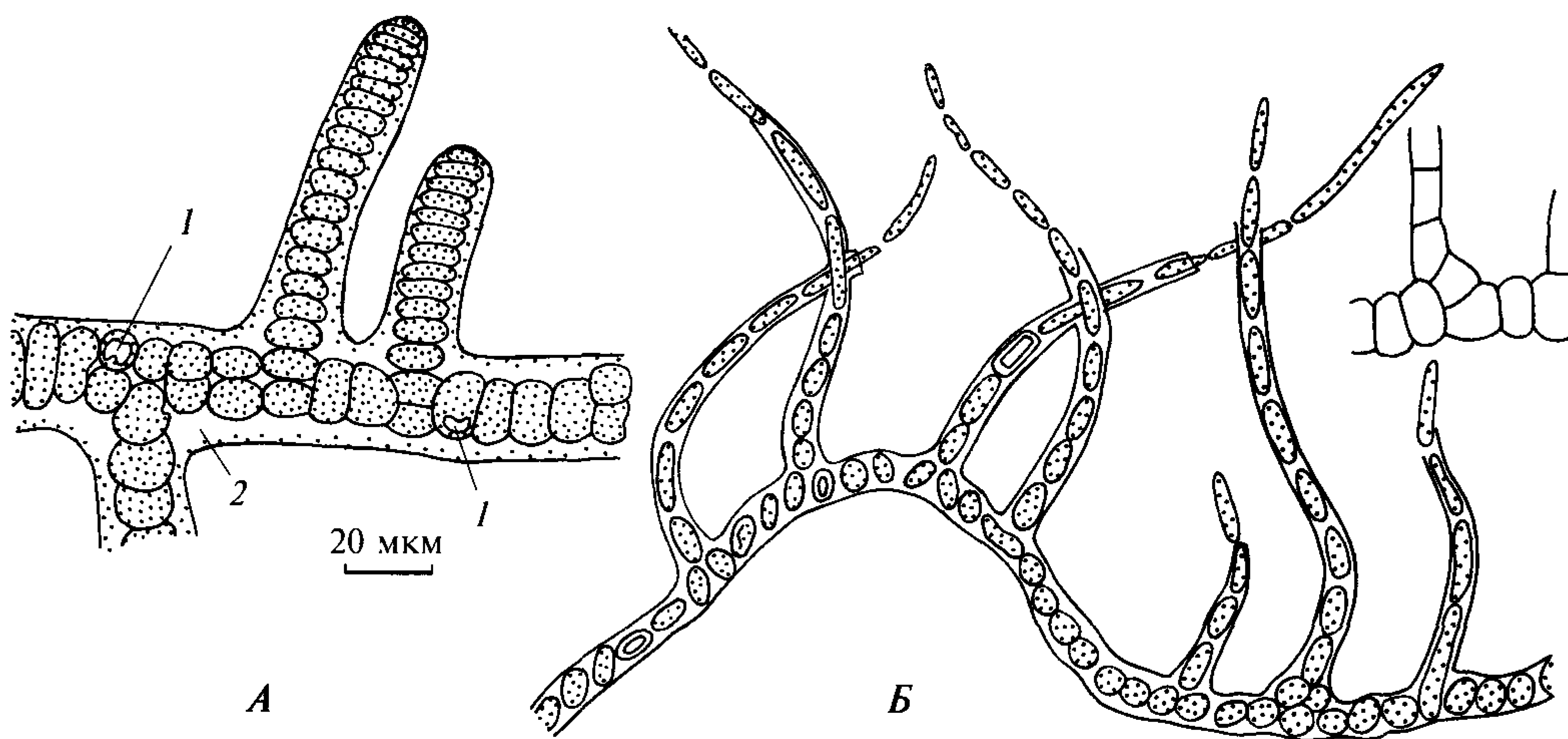


Рис. 64. Стигонемовые синезеленые водоросли (R.E.Lee, 1999; М.М.Голлербах и др., 1953):

А — *Stigonema*; *Б* — *Mastigocladus*: *1* — гетероциста, *2* — чехол

ЭУКАРИОТЫ

ЦАРСТВО ЭВГЛЕНОБИОНТЫ — EUGLENOBIONTES

К царству эвгленобионты относят организмы как автотрофные, так и гетеротрофные, у которых кристы митохондрий чаще всего дисковидные. Обычно это одноклеточные монады, нередко амебоидные организмы, встречаются и колониальные представители. Жгутики гладкие или покрыты простыми, нетрубчатыми волосками, часто имеется параксиальный тяж. Клеточные покровы представлены или плазмалеммой, или пелликулой, под которыми расположены экструсомы (реже они отсутствуют). В клетках обычно имеются пероксисомы. Ядро одно, митоз закрытый, веретено деления внутриядерное, ядрышко не исчезает. Размножение продольным делением пополам.

Объем этого царства по-разному понимается в современной литературе. Некоторые авторы относят его представителей в многоцарственных системах к разным царствам (см. рис. 55). В данной книге царство эвгленобионты мы понимаем широко, объединяя гетеролобозных амёб, перколомонад, лиромонад, псевдоцилиат, кинетопластид, диплонем, а также традиционно рассматриваемых среди низших растений эвгленовых водорослей и акразиевых миксомицетов.

Отдел эвгленовые водоросли — Euglenophyta (Euglenophycota, Euglenophycinees, Euglenozoa)

Отдел назван по типовому роду — *Euglena* (от греч. *eu* — хороший, *glene* — глаз).

Общая характеристика

1. Большинство представителей — одноклеточные подвижные монады, некоторые формируют колонии.

2. Жгутики отходят от глотки (ампулы), их чаще всего 1—2 (реже больше). Внутри жгутика расположен параксиальный тяж. На поверхности жгутика находятся тонкие волоски.

3. Хлоропласт одет тремя мембранами (как у динофитов), и наружная мембрана хлоропласта никогда не переходит в наружную мембрану ядра (см. рис. 24, *B*). Ламмелы трехтилакоидные (как у охрофитов и примнезиофитов). Опоясывающая ламелла отсутствует. Хлоропластная ДНК в виде небольших гранул, распределенных по всему хлоропласту.

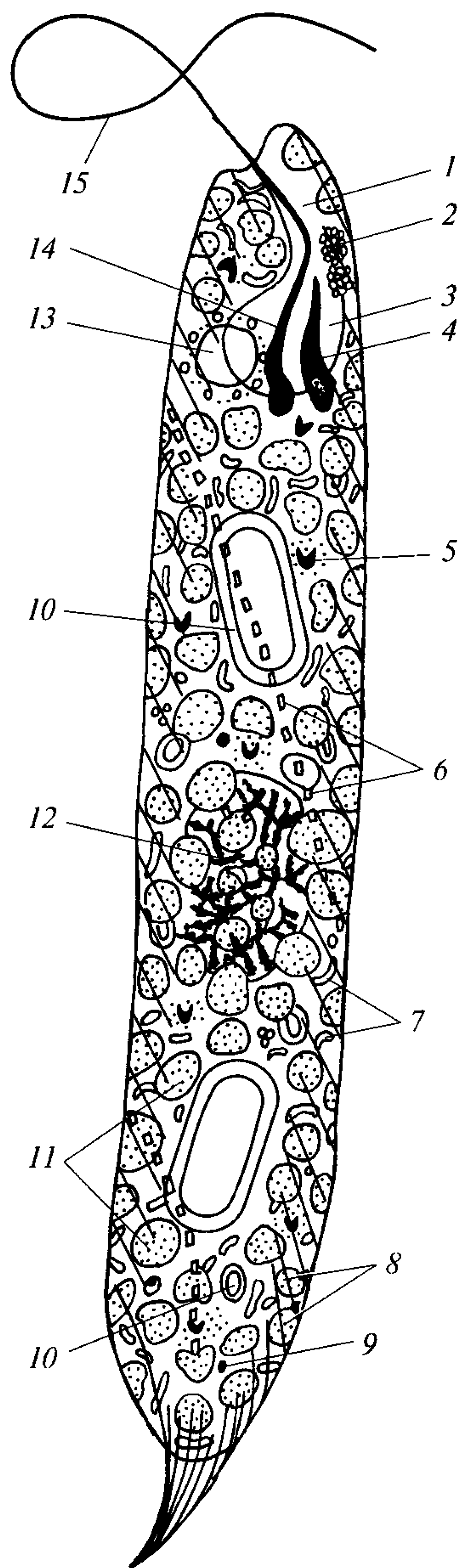
4. Хлоропласты содержат хлорофиллы *a* и *b* (хлорофилл *c* отсутствует), которые не маскируются добавочными пигментами. Из дополнительных пигментов наиболее важны β-каротин, неоксантин и диадиноксантин.

5. Хлоропласты могут быть с пиреноидом, заходящие в него ламеллы двухтилакоидные.

6. Глазок лежит в цитоплазме вне хлоропласта (как у эвстигматофицевых и динофитов) и состоит из ряда глобул, содержащих каротиноиды. Каждая глобула покрыта своей мембраной (рис. 69).

Рис. 65. Схема строения клетки *Euglena spirogyra* (А.А. Масюк, 1993):

1 — канал; *2* — стигма; *3* — резервуар; *4* — короткий жгутик; *5* — аппарат Гольджи; *6* — утолщение пелликулы; *7* — митохондрия; *8* — штриховка пелликулы; *9* — липидные капли; *10* — парамилон; *11* — хлоропласты; *12* — ядро; *13* — пульсирующая вакуоль; *14* — парабазальное вздутие; *15* — длинный жгутик



7. Запасной полисахарид — парамилон, который в виде гранул образуется в цитоплазме.

8. У многих эвгленовых хлоропласты отсутствуют. Эти гетеротрофные представители могут быть как сапротрофы, так и фаготрофы (бактериотрофы и эукариотрофы).

9. Митохондрии с дисковидными кристами (см. рис. 22, *B*).

10. Клеточная оболочка — пеллиликула (см. рис. 12, 65, 70, 71) — состоит в основном из белка (80 %), целлюлоза отсутствует.

11. Митоз закрытый (см. рис. 72), ядрышко не исчезает, хромосомы всегда в конденсированном состоянии.

12. Размножаются простым делением клетки (см. рис. 73).

13. Обитают в пресных и морских водах.

Форма тела. У эвгленовых форма тела варьирует от веретеновидной, овальной до плосколистовидной и игловидной. Передний конец тела более или менее закруглен, задний может быть вытянутым и заканчиваться заостренным отростком. Клетки могут быть спирально скручены. Длина клеток от 5 до 500 мкм и более.

Жгутиковый аппарат. Видимых жгутиков может быть 1, 2, 3, 4 и 7. Жгутики отходят от колбообразного впячивания на переднем конце клетки — *глотки* (*ампулы*) (рис. 65). Глотка состоит из продолжительного канала и внутреннего расширения — резервуара. Чаще всего у эвгленовых два неравных по длине жгутика: один направлен вперед (передний, спинной, дорсальный), другой — назад (задний, брюшной, вентральный). У некоторых родов, например *Euglena*, короткий жгутик не выходит за пределы глотки (см. рис. 65). На поперечном разрезе жгутика виден *параксиальный тяж* (рис. 66), состоящий из белка. Из-за наличия этого тяжа жгутики эвгленовых толще, поэтому они заметнее, чем жгутики других эукариотных водорослей. Параксиальный тяж хорошо развит у длинного жгутика, но может быть слабо выраженным или отсутствовать у короткого. У некоторых видов он отсутствует и в длинном жгутике. Жгутики эвгленовых и кинетопластид покрыты рядом тонких волосков, которые отличаются

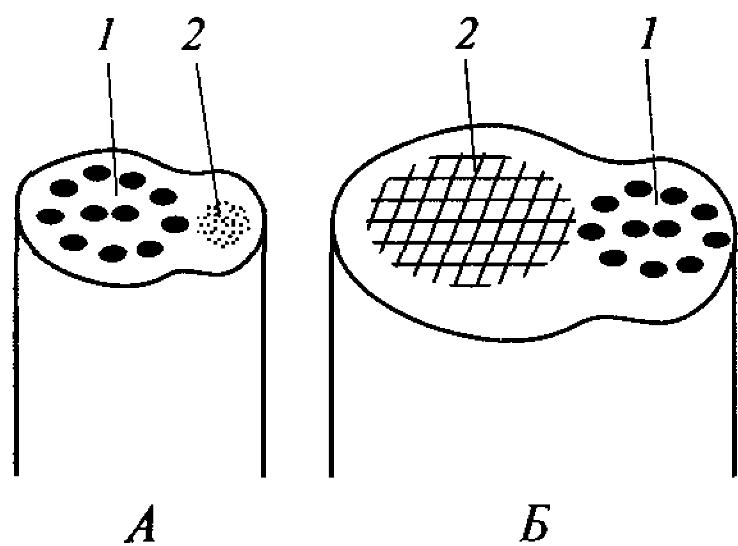


Рис. 66. Схема поперечного разреза жгутиков эвгленовых:

А — передний жгутик; *Б* — задний жгутик; *1* — аксонема; *2* — параксиальный тяж

по своему строению от тубулярных (трубчатых) волосков — мастигонем — охрофитов. Волоски на жгутиках эвгленовых расположены группами по 3—4 в один ряд, который тянется по спирали по всей длине жгутика (рис. 67). Помимо этого на жгутиках могут быть короткие волоски в виде покрытия (войлока). Полагают, что функция волосков у эвглен — увеличение гидродинамической устойчивости жгутиков.

Жгутики эвгленовых имеют типичную для эукариот аксонему. Особенность жгутикового аппарата эвгленовых — просто устроенная переходная зона. В длинной переходной зоне часто отсутствует поперечная пластинка. Только у *Entosiphon* в ней имеется мощная псевдозвездчатая структура. Базальные тела («переднее» и «заднее») располагаются параллельно друг другу и имеют типичное для эукариот строение (9 триплетов микротрубочек).

У некоторых эвгленовых изучено расположение микротрубочковых корешков жгутиков. Показано наличие трех асимметрично расположенных таких корешков (рис. 68). Два из них — «промежуточный» и «передний» — связаны с базальным телом переднего жгутика, третий корешок — с базальным телом заднего жгутика. Корешки направлены к верхнему концу клетки вдоль глотки и, как полагают, играют важную роль в придании определенной формы клетке, а также принимают участие в фагоцитозе. Микротрубочки заднего и промежуточного корешков связаны с лентами микротрубочек, поддерживающих канал и пелликулу (см. рис. 68). Обычно имеется исчерченное соединение между двумя базальными телами жгутиков, функция которого — координирование движения жгутиков. У ряда эвгленовых присутствуют фибриллярные корешки. Так, поперечно исчерченный корешок ризопласт имеется у *Peranema*, а простые фибриллярные корешки у *Distigma*.

Светочувствительная система эвгленовых состоит из двух структур. Первый компонент — это *парафлагеллярное тело*

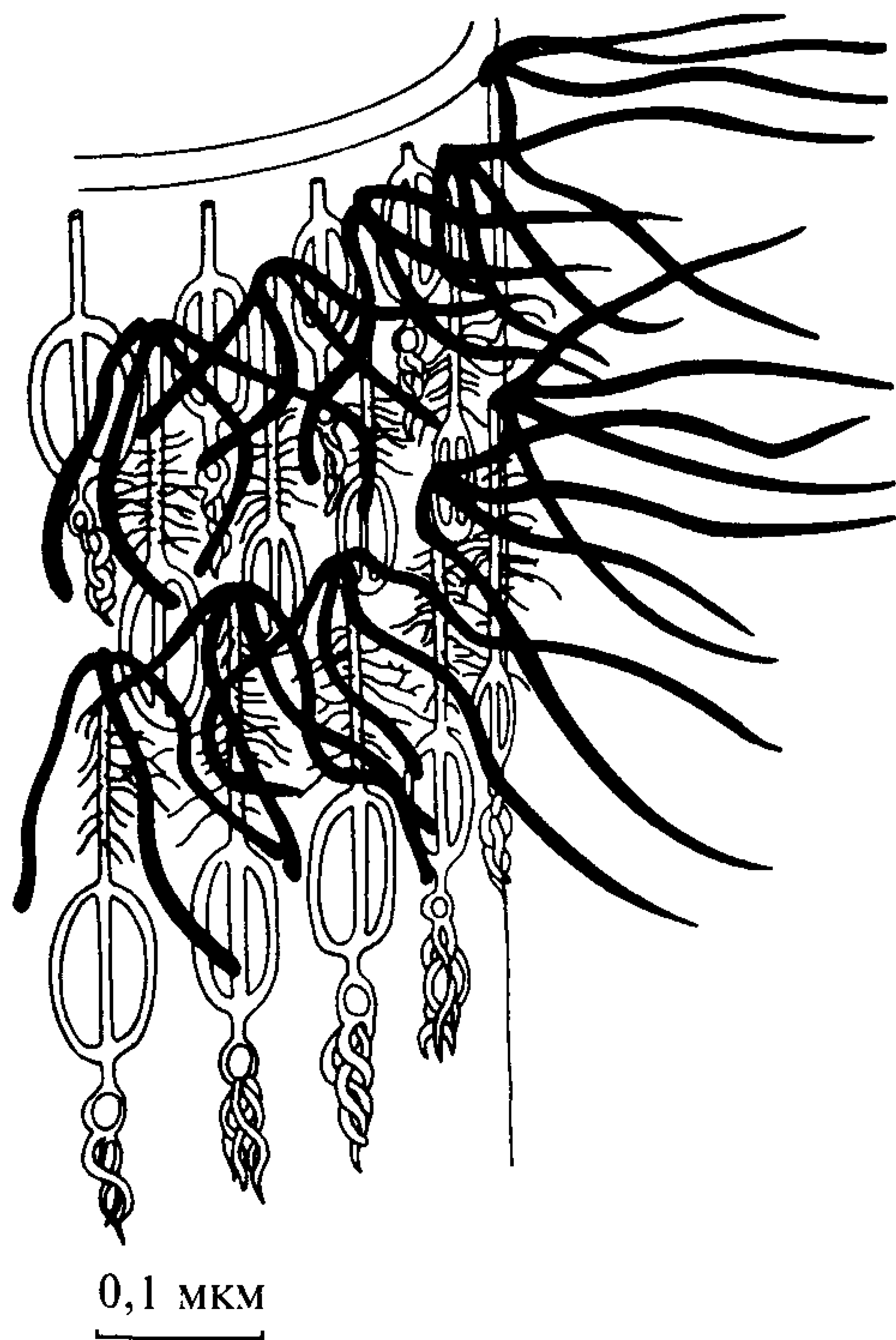
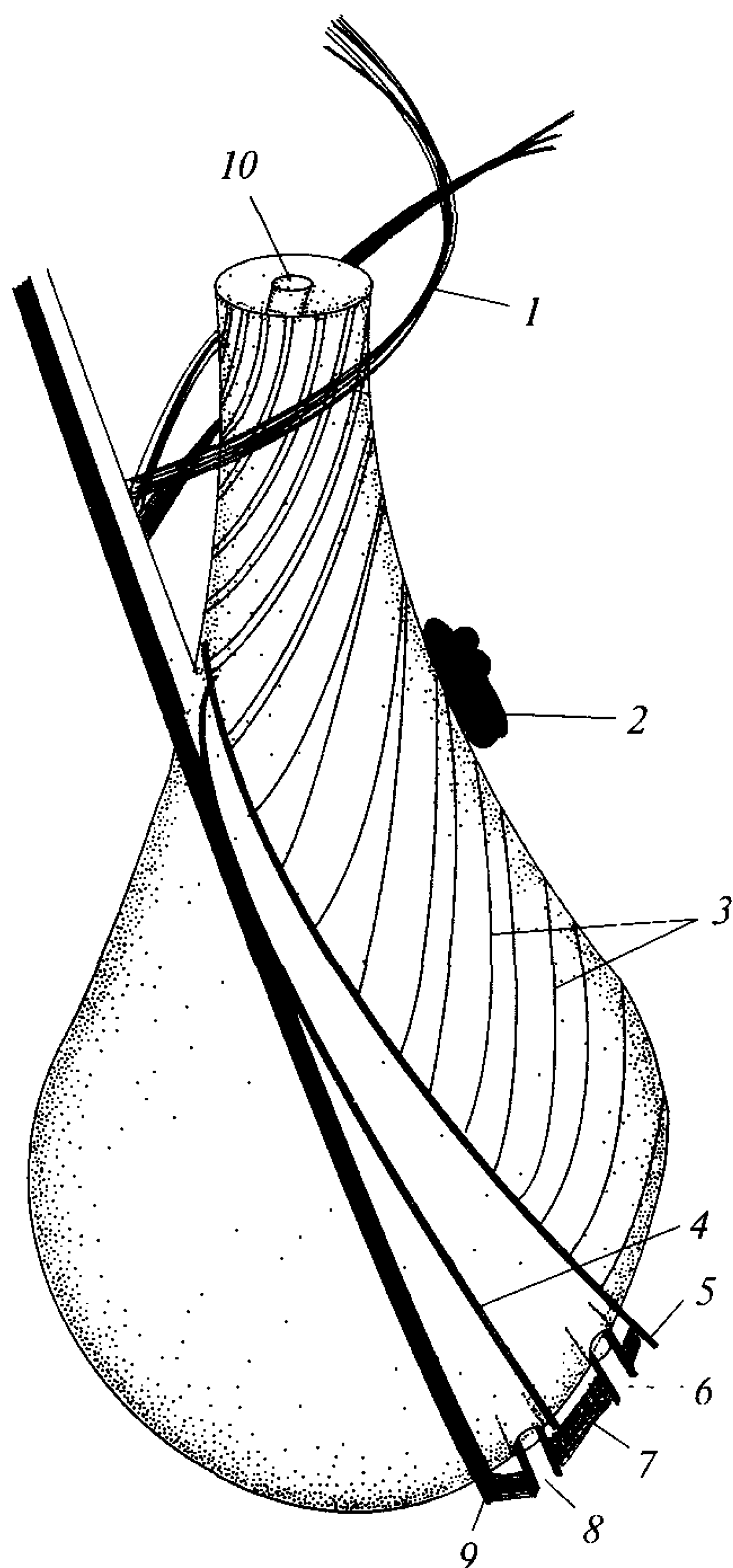


Рис. 67. Реконструкция сложного войлока из коротких волосков на жгутике *Euglena gracilis* (C. Hoek van den et al., 1995)

Рис. 68. Схема аранжировки жгутиковых корешков и исчерченных связок у эвгленовых (W. Shin et al., 2001):

1 — микротрубочки; *2* — глазок; *3* — микротрубочки, отходящие от заднего корешка; *4* — промежуточный корешок; *5* — задний корешок; *6* — базальное тело заднего жгутика; *7* — исчерченное соединение; *8* — базальное тело переднего жгутика; *9* — передний корешок; *10* — задний жгутик



(*парабазальное вздутие*), представляет собой вздутие при основании одного видимого жгутика (см. рис. 65) и содержит синие светочувствительные флавины. Это вздутие выполняет функцию фоторецептора. Мутантные клетки эвгленовых без жгутиков не обладают фототаксисом, даже при наличии глазка. Второй компонент системы — *глазок* (*стигма*) (рис. 69), расположенный в цитоплазме около резервуара напротив парафлагеллярного тела. Глазок состоит из 50—60 глобул, образующих один слой и окруженных мембраной. Глобулы содержат каротиноиды астаксантин и/или эхиненон, которые придают глазку оранжево-красную окраску. При движении эвгленовых глазок затеняет парабазальное вздутие. При положительном фототаксисе клетка ориентирована таким образом, чтобы парабазальное вздутие затенялось минимально.

Клеточная оболочка. У эвгленовых оболочка клетки называется *пелликулой* (по терминологии зоологов — кутикула). Она состоит из цитоплазматической мембраны, расположенных под ней белковых полос, системы микротрубочек и трубчатых цистерн эндоплазматической сети (см. рис. 12). По химическому составу пелликула на 70—80 % состоит из белков, а также содержит липиды и углеводы. Пелликулярные белковые полосы (состоят преимущественно из артикулинов), у большинства эвгленовых идущие по спирали, реже продольно, располагаются в цитоплазме клетки непосредственно под цитоплазматической мембраной, своими краями находя друг на друга (рис. 70, 71). В местах соеди-

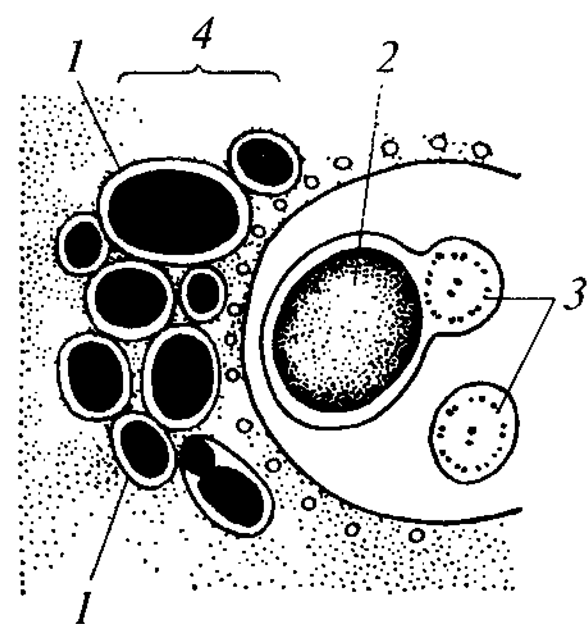


Рис. 69. Строение стигмы (Л. Л. Великанов и др., 1981):

1 — пигментные глобулы; *2* — парабазальное вздутие; *3* — жгутики; *4* — стигма

нения одна полоса по краю формирует выпуклость, а соседняя вогнутость. Кроме того, в таком «замке» расположены четыре микротрубочки, по две с каждой стороны полосы, образуя как бы рельс, в который вставляется край соседней полосы, обеспечивая скользящее движение одной полосы относительно другой. Пелликулярные полосы исчезают в месте перехода канала в резервуар глотки, но остаются микротрубочки, которые вместе с микротрубочками, отходящими от переднего корешка, выстилают резервуар, образуя его цитоскелет.

Если пелликулярные полосы эластичны и подвижны одна относительно другой, то такие клетки способны к изменению своей формы — *метаболии* и могут осуществлять движение, используя или не используя жгутик. К такому эвгленоидному движению способны, например, представители рода *Astasia*, некоторые *Euglena* и др. Эвгленовые водоросли, имеющие толстую пелликулу и, как правило, продольные пелликулярные полосы, не способны к эвгленоидному движению. Такая жесткая пелликула характерна для родов *Lepocinclis*, *Phacus* и некоторых *Euglena*.

С каждой пелликулярной полосой связана цистерна эндоплазматической сети, которая, по-видимому, функционирует как резервуар кальция.

Ниже пелликулы располагаются выделительные органеллы — *слизистые тельца* и *мукоцисты* (см. рис. 71). Большинство таксонов эвгленовых содержат слизистые тельца, имеющие вид мешков, заполненных аморфными или фибриллярными водорастворимыми мукополисахаридами. Они находятся под ме-

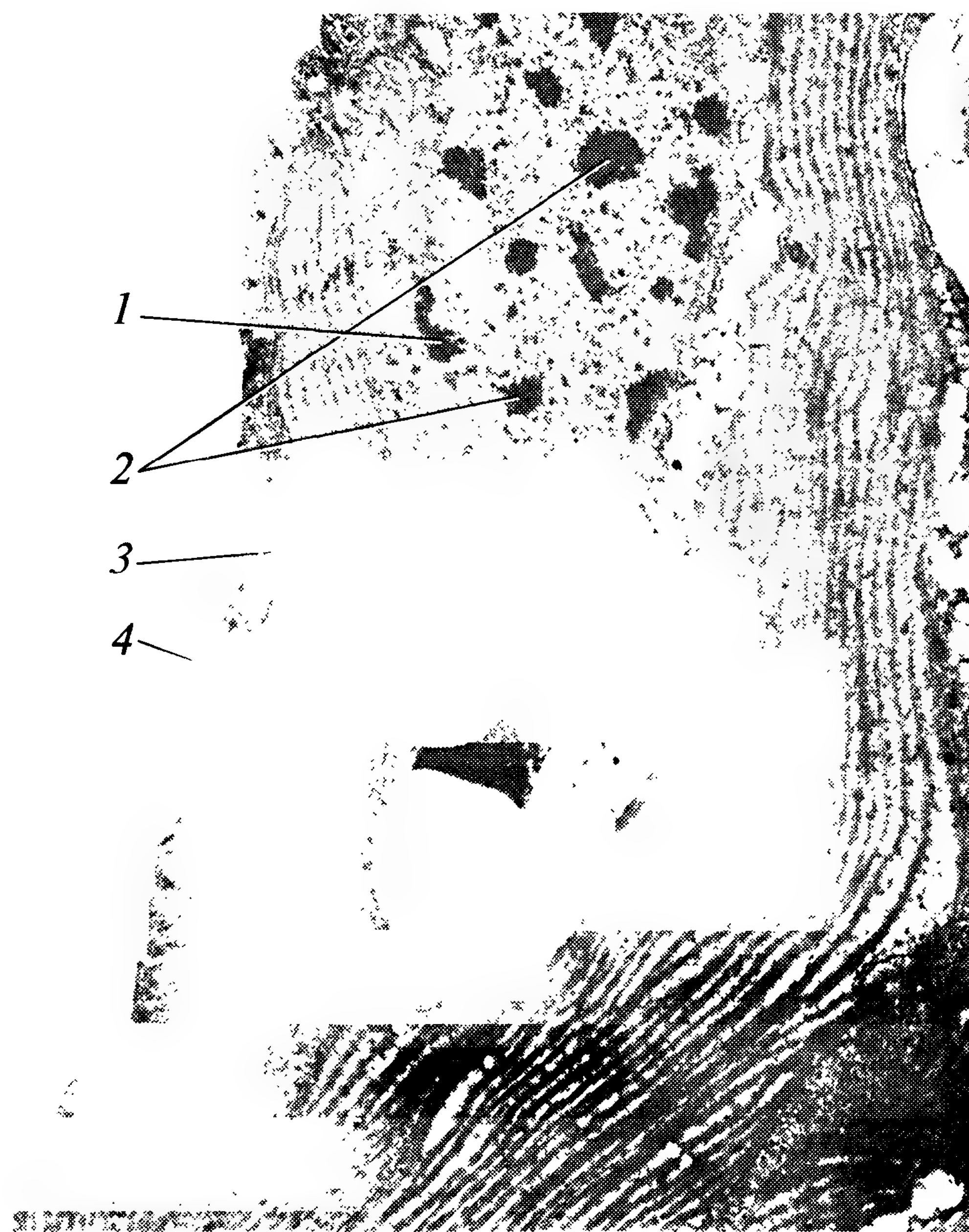


Рис. 70. Фрагмент клетки *Euglena gracilis* (фото Г. А. Беляковой):
1 — ядро; *2* — хромосомы; *3* — хлоропласт; *4* — пелликула

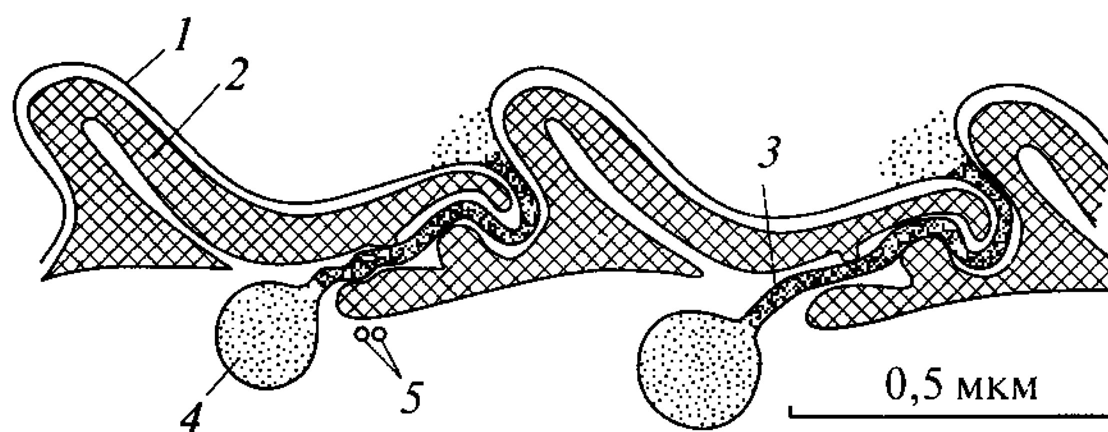


Рис. 71. Пелликула и слизистые тельца (C. Hock van den et al., 1995):
1 — плазмалемма; *2* — пелликулярная полоса; *3* — канал; *4* — слизистое тело; *5* — микротрубочки

стами соединения пелликулярных полос и выделяют слизь наружу через свои узкие каналы, расположенные между пелликулярными полосами и открывающимися порами. Слизистые тельца принимают участие в формировании ножки у *Colacium*, образовании домиков у *Strombomonas* и *Trachelomonas*, образовании цист, а также в эвгленоидном движении. У таких таксонов, как *Peranema* и *Entosiphon*, имеются мукоцисты — крупные цилиндрические структуры, содержащие решетчатую конструкцию из углеводов, которая сохраняют свою удлиненную форму при выделении через пору.

Эвгленовые водоросли могут формировать цисты и пальмеллоидные стадии, связанные с образованием слоистого слизистого чехла вокруг клетки, препятствующего ее движению. Слизистый секрет для таких пальмеллоидных стадий освобождается аппаратом Гольджи первоначально в глотку, из которой уже распределяется по поверхности всей клетки.

У некоторых эвгленовых, таких, как *Ascoglena*, *Trachelomonas* и *Strombomonas*, образуются *домики*, в которых монады помещаются свободно (см. рис. 11, *Б*; 80). Домики имеют на переднем конце отверстие, через которое выходит жгутик, а при размножении выползает одна из дочерних особей. Домики выделяются протопластом в виде слизистого слоя, в котором откладываются соли марганца и железа. Цвет домика может варьировать от бесцветного до темно-коричневого даже в пределах одной популяции одного вида. Это зависит от накопления окислов железа и марганца. Поэтому цвет домика зависит от экологических условий: содержания этих элементов в воде, концентрации кислорода (при высокой концентрации кислорода железо и марганец находятся в виде слабо растворимых соединений, при низкой концентрации — эти минералы растворимы).

Ядро. Клетки эвгленовых имеют одно крупное ядро (см. рис. 65, 70). Хромосомы при окрашивании хорошо видны даже в интерфазе, так как находятся, как и у динофитов, в конденсированном состоянии. Митоз закрытый, веретено деления внутреннее, центриоли отсутствуют. Хромосомные микротрубочки присоединяются к кинетохорам. Оформленные центры организации микротрубочек внутри ядра отсутствуют. Концы микротрубочек обычно не связаны с ядерной мембраной. Перед митозом ядро мигрирует вверх клетки к резервуару. Часто, но не всегда, пара базальных тел (которые удваиваются перед ядерным делением) формирует полюса веретена. Веретено развивается под прямым углом к продольной оси клетки. Ядрышко не исчезает во время митоза, в метафазе становится сильно удлиненным. Хромосомы формируют неправильную метафазную пластинку. Во время телофазы ядро приобретает форму

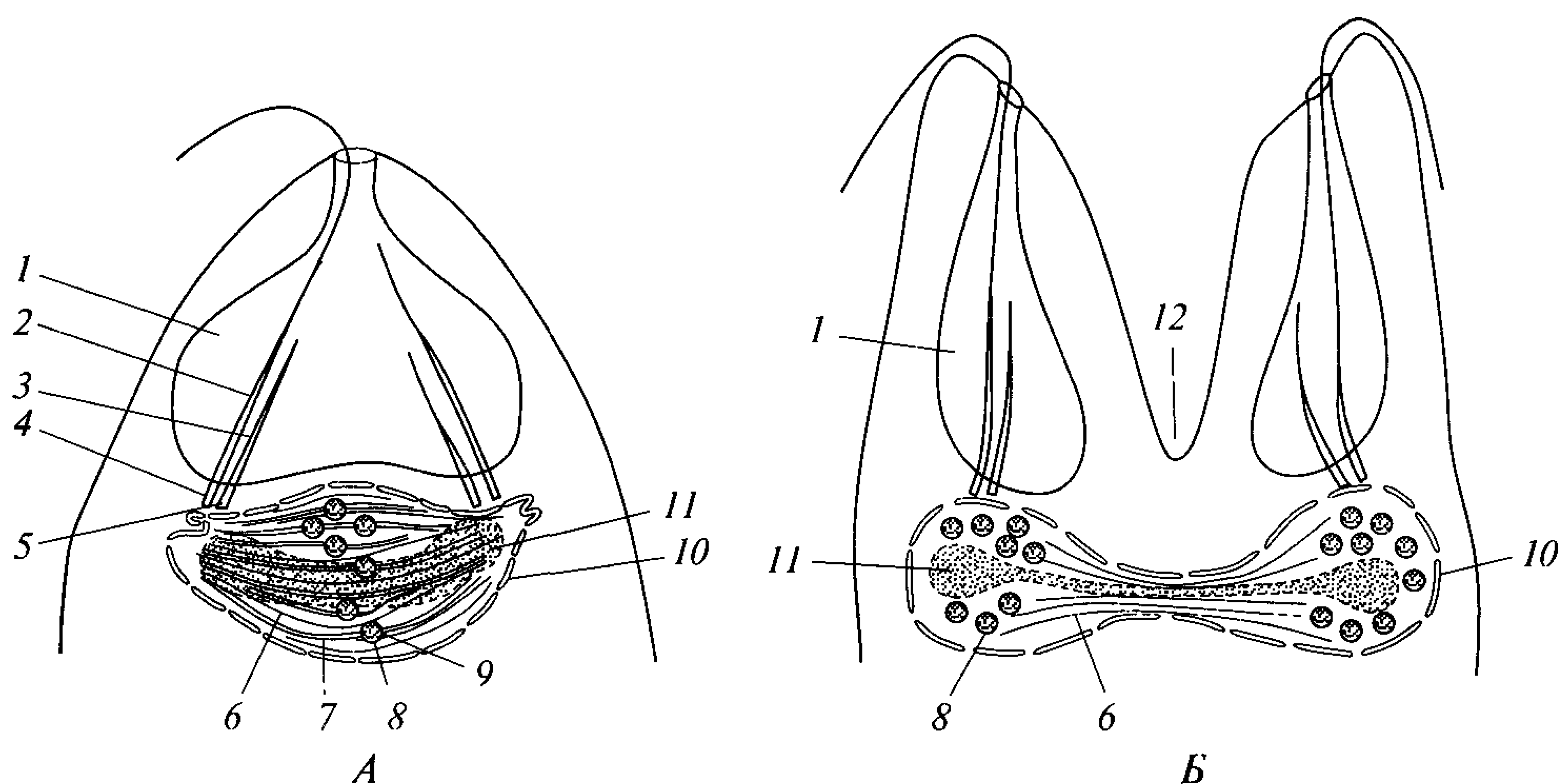


Рис. 72. Митоз у *Euglena* (C. Hoek van den et al., 1995):

А — метафаза; *Б* — телофаза; *1* — ампула; *2* — длинный жгутик; *3* — короткий жгутик; *4* — базальное тело длинного жгутика; *5* — базальное тело короткого жгутика; *6* — межполюсные микротрубочки веретена; *7* — хромосомные микротрубочки веретена; *8* — хромосома; *9* — кинетохор; *10* — оболочка ядра; *11* — ядрышко; *12* — борозда деления

гантели, становясь сильно удлиненным в анафазе. Оболочки дочерних ядер образуются путем перешнуровки оболочки материнского ядра.

Цитокинез происходит вслед за делением ядра путем впячивания мембраны по продольной оси клетки (рис. 72).

Хлоропласт. Форма хлоропласта у разных видов эвгленовых широко варьирует: звездчатая, пластинчатая, лентовидная, дисковидная, с пиреноидом или без. Обычно в клетке содержится несколько хлоропластов. Эвглены, растущие при высокой температуре, УФ-облучении или на среде со стрептомицином и другими антибиотиками, теряют свои пластиды. Такие клетки не способны синтезировать пластиды *de novo* и остаются бесцветными.

В хлоропластах эвгленовых тилакоиды собраны в ламеллы по три. Иногда их может быть больше, но граны, как у растений, не образуются. Хлоропласт покрыт тремя мембранами (см. рис. 24, *В*). Толщина такой оболочки составляет 35—45 нм. Полагают, что хлоропласт эвгленовых — результат вторичного эндосимбиоза бесцветного эукариотного эвгленового предка с зеленой эукариотной водорослью (см. рис. 26). В этом случае две его внутренние мембраны интерпретируются как мембраны хлоропласта зеленой водоросли, а третья, наружная, — как мембрана пищеварительной вакуоли клетки-хозяина.

Запасной продукт. У большинства эвгленовых запасным продуктом является *парамилон* (β-1-3-связанный глюкан); некоторые запасают лейкозин и липиды. Помимо эвгленовых парамилон обнаружен у примнезиофитов из рода *Pavlova*. При гидролизе парамилон дает глюкозу; от йода он не синеет; образуется в цитоплазме. Встречается в цитоплазме даже у неокрашенных представителей. Парамилоновые зерна бывают различной формы: шаровидные, эллипсоидные, кольцевидные, палочковидные. У одних видов зерна парамилона мелкие, многочисленные, у других — крупные (*парамилии*) (см. рис. 65), от одного до нескольких на клетку. Положение парамилий в клетке строго локализовано.

Считают, что помимо энергетической функции парамилон имеет определенное отношение к перемещению клеток, так как у клеток, заполненных парамилоном, затрудняется метаболия и замедляется движение.

Сократительная (пульсирующая) вакуоль. Расположена на переднем конце клетки (см. рис. 65) и, возможно, связана с осморегуляторной функцией. Заполненная сократительная вакуоль имеет сферическую форму и окружена рядом мелких добавочных вакуолей. Она изливает свое содержимое в резервуар.

Митохондрии. В клетках эвгленовых митохондрии могут сливаться, образуя сеть. Для них характерно наличие дисковидных крист (см. рис. 22, *В*). У эвгленид, обитающих в анаэробных условиях, митохондрии отсутствуют.

Биосинтез лизина. У эвгленовых в отличие от всех других фотосинтезирующих организмов лизин синтезируется через α-аминоадипиновую кислоту, как у настоящих грибов и животных.

Жизненный цикл. Эвгленовые размножаются делением клетки пополам. Борозда деления проходит от переднего конца клетки к заднему (рис. 73, см. рис. 72). При стрессе у эвгленовых могут формироваться толстостенные цисты. Их образование связано с потерей жгутиков, увеличением числа парамилоновых гранул, вздутием и округлением клетки, увеличением числа слизистых телец и образованием слоистой слизистой стенки, состоящей из полисахаридов. Образование цист стимулируется низким уровнем питательных веществ и низким соотношением азот/фосфор в среде обитания.

Хотя для *Scytomonas* сообщают о половом цикле с хологамным половым процессом, у подавляющего большинства эвгленовых половое размножение не известно. Отсутствие полового процесса у них, как полагают, может быть

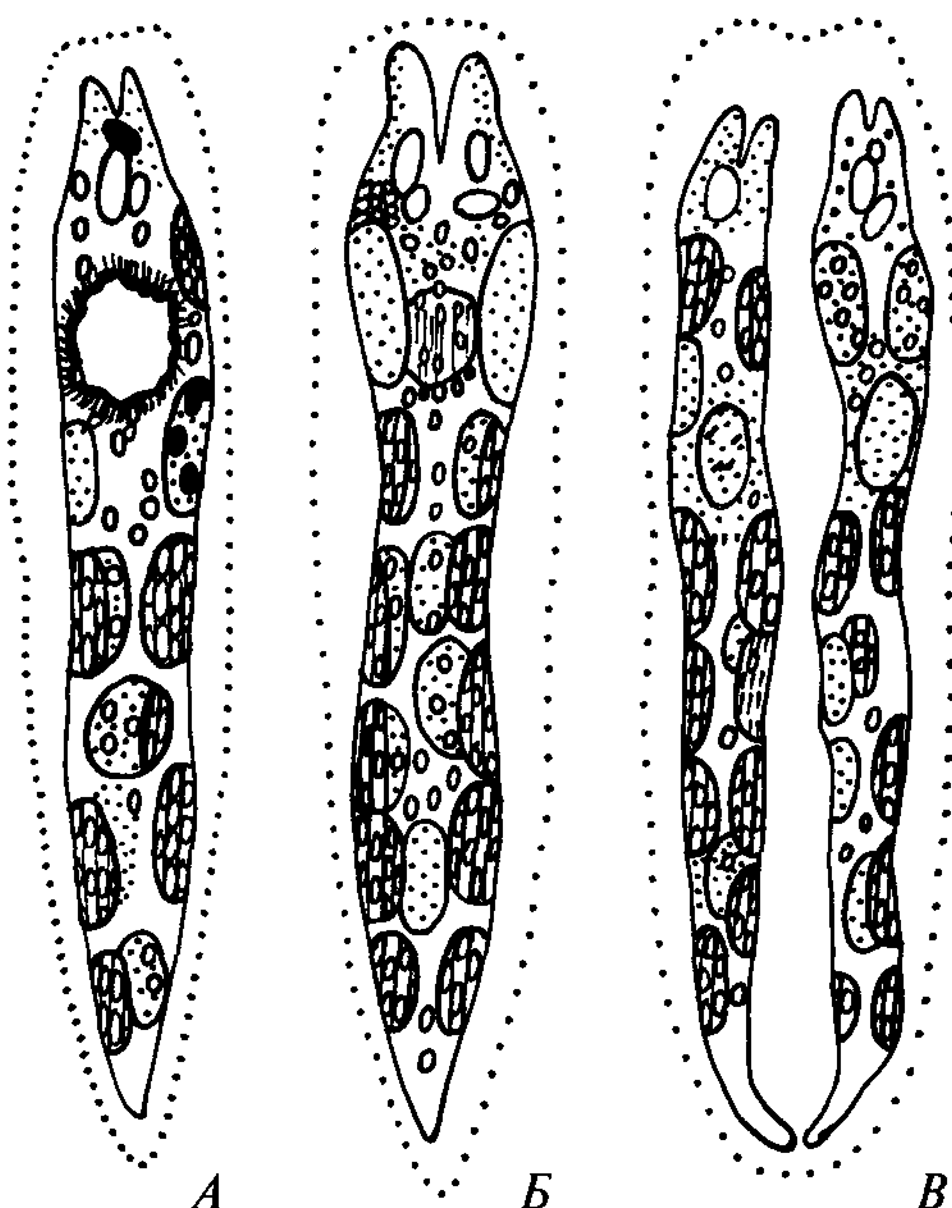


Рис. 73. Деление эвглены (*А*—*В*) (Л.Л. Великанов и др., 1981)

связано с их ранним отделением от общей линии эукариот еще до появления полового размножения. По другой точке зрения, эвгленовые могли произойти от предков с половым размножением, но в дальнейшем его потеряли.

Экология и значение. Эвгленовые водоросли обитают в основном в пресных водах, предпочитая водоемы с замедленным стоком и богатым содержанием органических веществ. Их можно обнаружить в прибрежье озер и рек, в мелких водоемах, включая лужи, на рисовых полях, на сырой почве. В почвах бесцветные представители встречаются на глубине 8—25 см. Окрашенные эвгленовые могут вызывать цветение воды, образуя на поверхности воды пленку зеленого или красного цвета.

В значительной степени эвгленовые водоросли реагируют на степень минерализации воды: чем она выше, тем беднее их качественный и количественный состав. Некоторые выдерживают высокую соленость воды. По-видимому, недооценивается роль эвгленовых в морских местообитаниях. Например, в прибрежных водах Норвегии они могут формировать крупные популяции после весеннего цветения, вызванного диатомовыми водорослями, а у северного побережья Ирландии в летние месяцы концентрация клеток *Eutreptiella* достигает 1 млн на литр.

Эвгленовые могут развиваться при широкой амплитуде колебаний pH: 4,5—8,8, однако *E. mutabilis*, например, может обитать при pH 3 и даже ниже. Эвгленовые способны развиваться в условиях значительного колебания температур (от 0 до 30 °С), но максимум их развития наблюдается летом и осенью. Среди них встречаются холодолюбивые виды, которые могут вмерзать в лед, не теряя жизнеспособности.

Среди эвгленовых встречаются фотоавтотрофы, гетеротрофы (фаготрофы и сапротрофы) и миксотрофы. Только треть родов способны к фотосинтезу, а остальные — фаготрофы и осмотрофы. Даже фотосинтезирующие эвгленовые способны к гетеротрофному росту. Большинство гетеротрофных форм — сапротрофы, поглощающие растворенные в воде питательные вещества. Такие осмотрофы, как, например, *Astasia*, *Hyalophacus*, произошли от фотосинтезирующих предков, потеряв пластиды. *Distigma* и *Rhabdomonas* отделились от общего дерева эвгленофит до момента отделения фототрофов от фаготрофных *Peranema* (рис. 74). Среди фаготрофов встречаются бактериотрофы (например, *Petalomonas*, *Ploeotila*) и эукариотрофы (например, *Dinema*, *Peranema*). Фаготрофы, например, такие, как *Peranema* и *Entosiphon*, имеют специальный аппарат для захвата и переваривания пищевых частиц.

Большинство эвгленовых — свободно живущие представители, в то же время виды рода *Colacium* — эпибионты на беспозвоночных животных или эпифиты на нитчатых водорослях. Некоторые эвгленовые паразитируют в кишечнике коловраток, нематод, олигохет, плоских червей, амфибий, на жабрах рыб.

Эвгленовые — существенный компонент биоценозов различных типов водоемов. Они активно участвуют в круговороте железа, органических кислот. Ими питаются личинки некоторых беспозвоночных.

Миксотрофия обеспечивает их участие в процессах самоочищения природных вод и очистке сточных вод. В санитарной гидробиологии некоторые виды используют как биологические индикаторы для проведения биологического анализа состояния органического загрязнения пресных вод.

Благодаря наличию различных способов питания, эвгленовых используют в качестве модельных объектов для разработки общебиологических проблем, вопросов биохимии, физиологии и цитологии. В лабораториях их часто используют как хорошие объекты для изучения фотосинтеза, тонкого строения хлоропластов, фототаксиса, движения жгутиков и т.д. В медицинской практике особенно популярна *E. gracilis*, используемая, в частности, для выяснения действия антибиотиков. Она применяется также для выяснения действия гербицидов, ростовых веществ, для количественного определения в среде витамина B_{12}, к недостатку которого *E. gracilis* очень чувствительна.

Филогения. Эвгленовые — хорошо очерченная группа. В настоящее время доминирует точка зрения о первичности в эволюции эвгленовых гетеротрофных форм (см. рис. 74). Полагают, что фотосинтезирующие эвгленовые произошли от двужгутиковых фаготрофных гетеротрофных форм, каждый жгутик которых имел параксиальный тяж, базальные тела жгутиков были соединены исчерченным тяжом и от них отходили три асимметрично расположенных микротрубочковых корешка. Эта точка зрения подтверждается данными молекулярной биологии, обнаружением у ряда фототрофных эвгленовых скрытого цитостома (клеточного рта), особенностями строения жгутикового аппарата. Молекулярная филогения показывает, что от фототрофных эвгленовых за счет потери пластид произошли некоторые осмотрофные представители и что фототрофы с двумя видимыми жгутиками предшествовали фототрофам с одним видимым жгутиком.

Наличие более двух мембран у хлоропластов эвгленовых указывает на то, что хлоропласты эвгленовых были приобретены в результате вторичного симбиоза с зеленой водорослью (см. рис. 26).

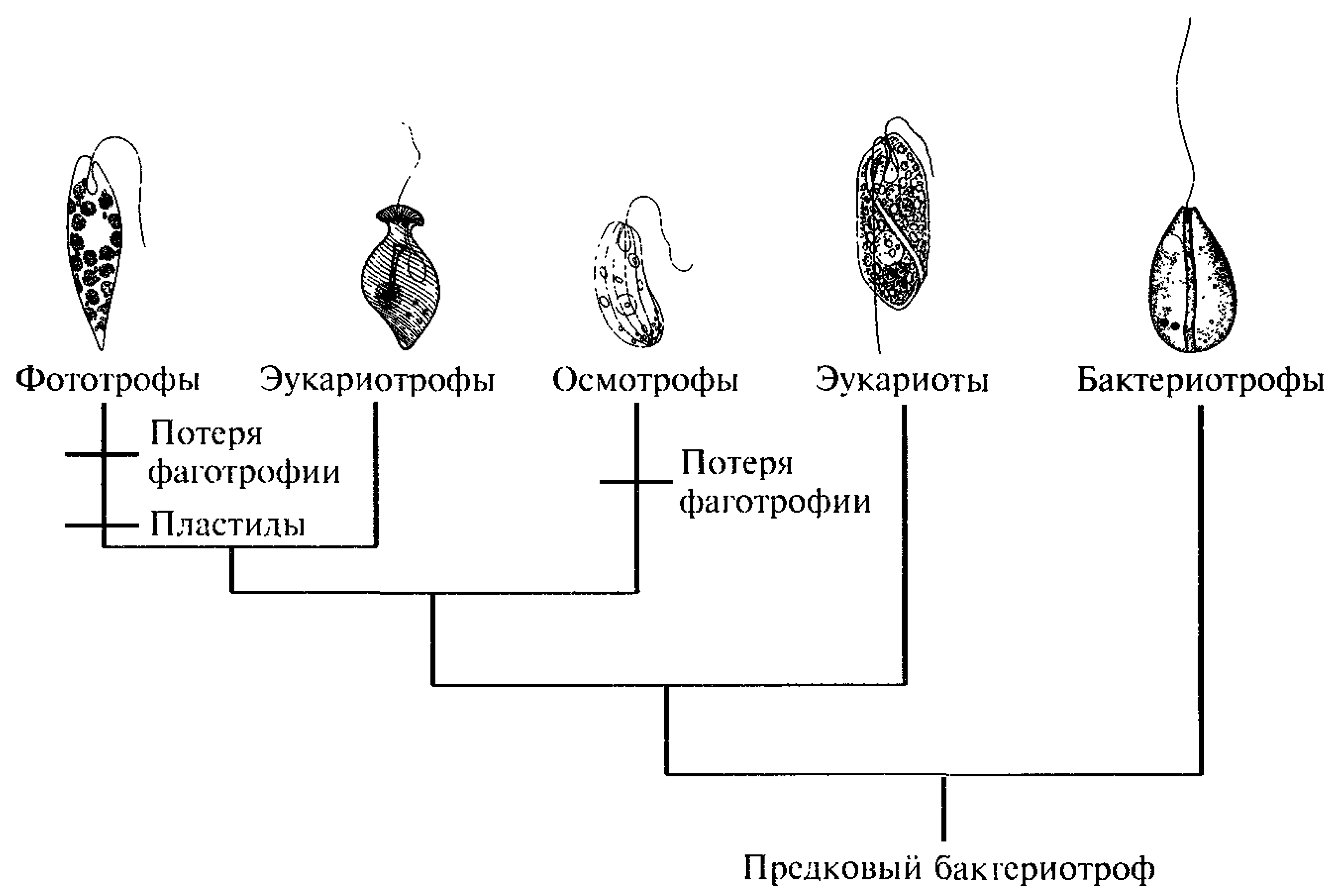


Рис. 74. Предполагаемое филогенетическое дерево эвгленовых (B. S. Leander et al., 2001, с дополнениями)

Неудачными оказались попытки сблизить эвгленовых с какими-либо другими группами водорослей. От других групп они резко отличались строением жгутикового аппарата, организацией хлоропласта и пигментных систем, дисковидными кристами митохондрий, клеточными покровами, продуктами ассимиляции и другими признаками. Изолированное положение эвгленовых среди других водорослей не вызывает в настоящее время никаких сомнений. В то же время лучшими кандидатами на роль родственников эвгленовых оказались кинетопластиды. С этой группой их сближают строение крист митохондрий, структура жгутиков, похожее деление ядра и ряд других признаков (например, митохондрии представителей рода *Petalomonas*, расположенные в области базальных тел жгутиков, в свободном от крист пространстве несут включения, близкие к кинетопластам). К числу отличий следует отнести разный способ синтеза лизина, отсутствие кинетопласта. Данные по последовательности 16S рРНК подтверждают наличие филогенетической близости эвгленовых и кинетопластид при их значительной удаленности от других эукариот. Полагают, что эвгленовые и кинетопластиды произошли от одного предка, к которому у кинетопластид наиболее близок род *Bodo*, а у эвгленовых — *Petalomonas*.

Разнообразие и систематика. В большинстве ботанических классификациях эвгленовых относят к единственному классу — **Euglenophyceae**, который включает около 50 родов и 800—1000 видов. T.Cavalier-Smith (1993) придерживается другой точки зрения и выделяет три класса: Petalomonadea (нефотосинтезирующие фаготрофные бактериотрофы, с постоянной формой тела и отсутствием специальных аппаратов для захватывания пищи); Aphagea (нефаготрофные эвгленовые, как фотосинтезирующие, так и лишенные пластид); Peranemea (фаготрофные представители со специальным аппаратом для захвата и поглощения пищи, метаболия отсутствует или в разной степени имеется). Различные системы отличаются и количеством, и объемом порядков (от трех до семи).

В данной книге использована система эвгленовых с одним классом и 6 порядками: Petalomonadales*, Rhabdomonadales*, Heteronematales, Eutreptiales, Euglenales, Euglenomorphales*. Порядки, отмеченные звездочкой, здесь не рассматриваются.

Порядок гетеронемовые — Heteronematales

Порядок включает бесцветных фаготрофных эукариотрофных представителей со специальным аппаратом для захвата и поглощения пищи. Метаболия или отсутствует, или в разной степени имеется.

Род перанема — Peranema (рис. 75). Род объединяет бесцветных фаготрофных эукариотрофных пресноводных представителей. Один жгутик у них направлен вперед, у него подвижен только кончик, другой (короткий) расположен в специальной борозде и тянется вдоль клетки. Глазок и парафлагеллярное вздутие отсутствуют, в клетках имеются парамилоновые зерна. Клетки метаболичные, штрихи на пелликуле расположены по спирали. Питаются *Peranema* другими водорослями, клетками дрожжей. Она имеет фарингиальный аппарат с палочковидной органеллой, состоящей из многих микротрубочек. Для *Peranema* известны две модели питания: частицы пищи переваривают-

ся или целиком, или сначала разбиваются, а затем перетираются с помощью фарингиального аппарата, после чего содержимое всасывается в клетку и попадает в пищеварительную вакуоль.

Порядок эвтрепциевые — Eutreptiales

Порядок включает фототрофных представителей с двумя равными или почти равными жгутиками.

Род эвтрепция — Eutreptia (рис. 76). Эта водоросль встречается как в пресных, так и в морских водах, где может вызывать цветение воды. Клетки у представителей рода *Eutreptia* метаболичные, с глазком, имеют хорошо заметные два почти равных по длине жгутика. Многочисленные пластинчатые хлоропласты собраны в звездчатые группы по 25—30 штук. В этих группах они расходятся радиально от центрального пиреноида. Парамилоновые зерна мелкие. Штрихи на пелликуле расположены по спирали. Известно пальмеллевидное состояние и покоящиеся споры. Делится *Eutreptia* как в подвижном, так и пальмеллевидном состоянии.

Порядок эвгленовые — Euglenales

Порядок состоит из фототрофных и произошедших от них гетеротрофных представителей с осмотрофным способом поглощения питательных веществ, с двумя неравными жгутиками.

Род эвглена — Euglena (рис. 77). Представлен одноклеточными особями с одним видимым жгутиком. Организмы в разной степени метаболичные, не-

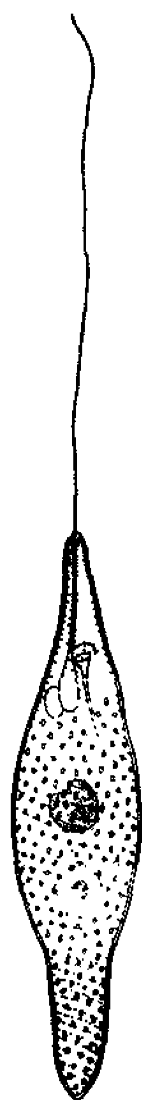


Рис. 75. *Peranema*. Внешний вид клетки (B. Fott, 1956)

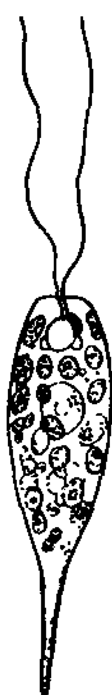


Рис. 76. *Eutreptia*. Внешний вид клетки (Т. Г. Попова, 1955)

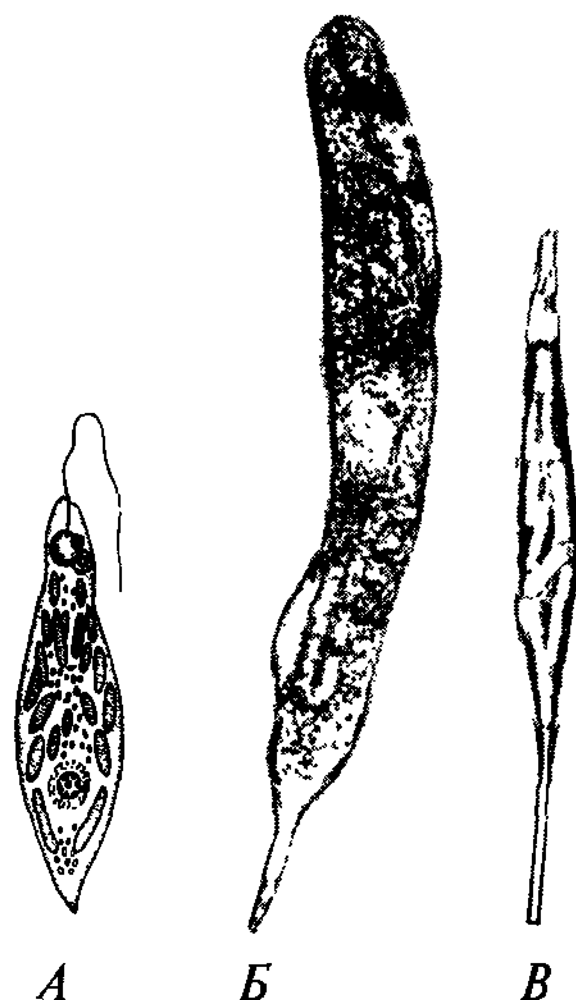


Рис. 77. *Euglena*. Внешний вид клеток: *А* — *E. viridis* (Л. Л. Великанов и др., 1981); *Б* — *E. oxyuris*; *В* — *E. acus*

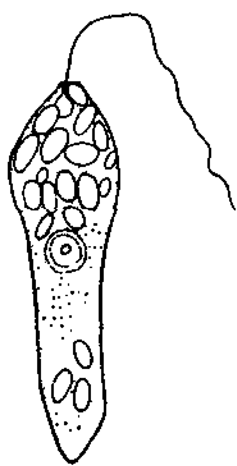


Рис. 78. *Astasia*. Внешний вид клетки (B. Fott, 1956)

уплощенные, вытянутые в длину, иногда спирально закрученные. Пластиды имеют разнообразную форму, с пиреноидами или без. Питание преимущественно миксотрофное. Парамилон откладывается в виде многочисленных мелких зерен, у некоторых представителей еще присутствуют и крупные парамилии. Глазок прилегает к резервуару. Размножаются *Euglena* в подвижном или неподвижном состоянии. Могут формироваться цисты, известно пальмеллевидное состояние.

У ряда видов *Euglena* в клетках находится большое число красных гранул, содержащих каротиноид астаксантин. Они маскируют зеленый хлорофилл, придавая клетке красную окраску. При массовом развитии такие виды вызывают на свету красное «цветение» воды.

У одних видов клетки могут быть красными бóльшую часть времени, у других окраска может меняться на зеленую в течение нескольких минут в зависимости от освещенности.

В настоящее время показана полифилетичность рода *Euglena* — как с помощью анализа последовательности ряда генов, так и по строению пелликулы.

Род астазия — Astasia (рис. 78). Род объединяет представителей, очень похожих на эвглен, которые часто встречаются в болотах и водоемах с гниющими растительными остатками. Их клетки также имеют один жгутик и многочисленные парамилоновые гранулы, но хлоропласты и глазок отсутствуют. При плавании клетки меняют форму тела.

Пелликула спирально заштрихованная. Питательные вещества поглощаются осмотрофно. Вероятно, род произошел от окрашенных представителей, на что, помимо сходства в строении, указывает и наличие хлоропластного генома у *A. longa*.

Полагают, что данный род *Astasia* искусственный, а некоторые его виды более тесно связаны с фотосинтезирующими эвгленовыми, чем друг с другом.

Род факус — Phacus (рис. 79). Род представлен фотосинтезирующими организмами с уплощенным неметаболизирующим телом, на заднем конце часто заканчивающимся бесцветным прямым или согнутым отростком. Пелликулярные полосы идут продольно или по спирали. Жгутик один, пластиды мелкие, многочисленные.

Встречаются в различных пресных водоемах. Род полифилетичный и требует дальнейшей ревизии.

Род трахеломонас — Trachelomonas (рис. 80). Род широко распространен в различных пресных водоемах и водотоках. Его зеленые метаболичные клетки расположены внутри окрашенных домиков. Вначале домик не окрашен, затем становится желтым, коричневым или почти черным. Домик может быть гладким или различным образом орнаментированным. Форма, орнаментация и характер отверстия домиков отличаются у разных видов (см. рис. 80). Жгутик выходит через отверстие в домике. При размножении через это отверстие выходит одна или обе дочерние особи, которые вырабатывают в воде собственные домики. Род монофилетичный.

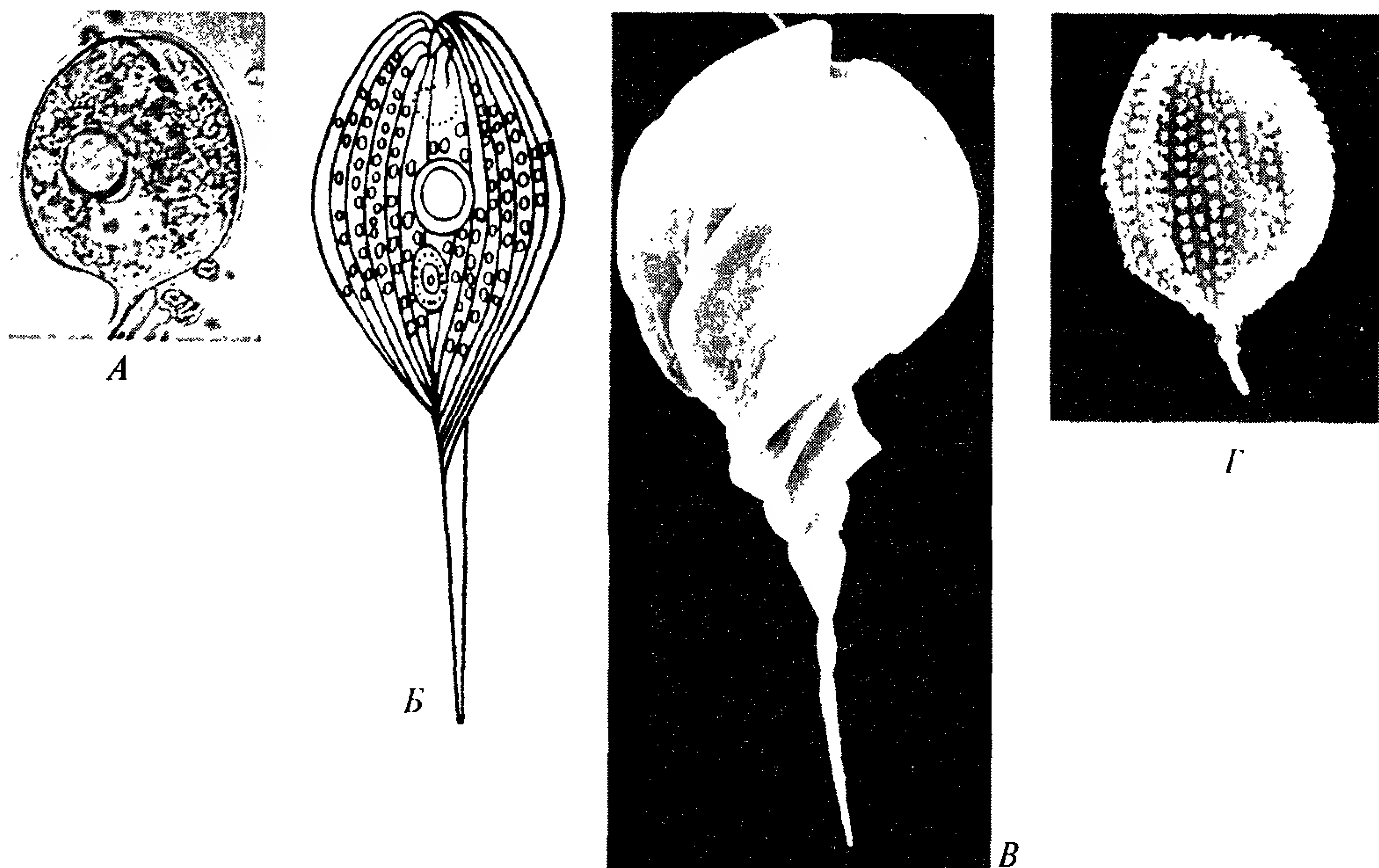


Рис. 79. *Phacus*. Внешний вид клеток:

А — *Ph.orbicularis*; Б — *Phacus* (Л.Л. Великанов и др., 1981); В — *Ph.longicauda var. tortus*; Г — *Ph. monilatus var. suecicus* (В, Г — фото Е.Н. Каменской, Г.А. Беляковой)

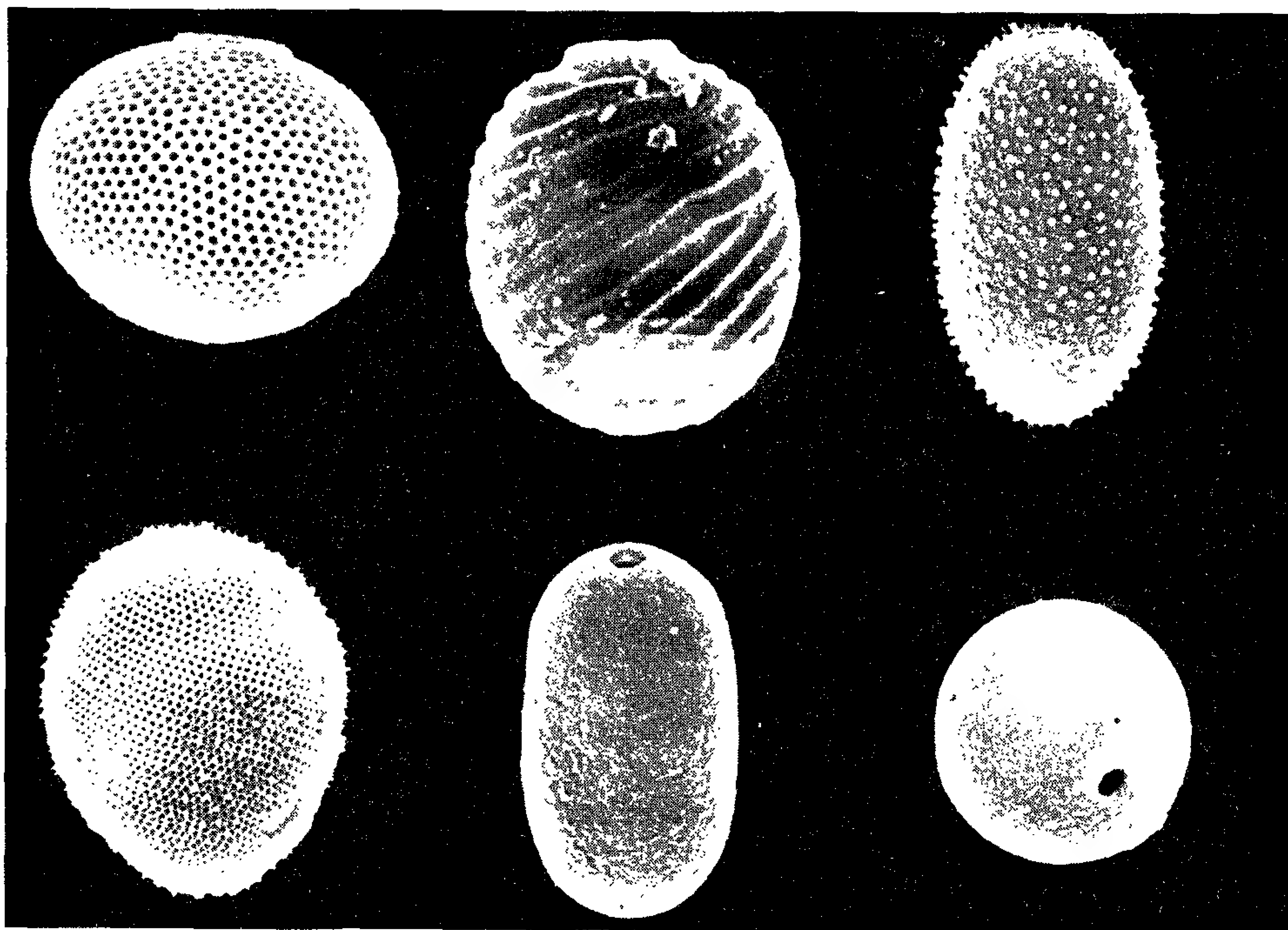


Рис. 80. Различные типы домиков у *Trachelomonas* (фото Е.Н. Каменской, Г.А. Беляковой)

Отдел акразиевые — Acrasiomycota (Acrasida)

Общая характеристика

1. В вегетативной фазе акразиевые представлены амёбами цилиндрической формы, питающимися фаготрофно. Они отличаются тем, что имеют один крупный лопастной псевдоподий с резким разделением на гранулярное и негранулярное содержимое. Движение осуществляется за счет резкого проталкивания цитоплазмы вперед. Задняя часть амёбы (уроид) содержит сократительную вакуоль, и в этой области могут возникать мелкие нитевидные псевдоподии.

2. Размножение — путем образования спор. У некоторых видов отмечались жгутиковые стадии — миксофлагелляты с парой апикальных жгутиков равной

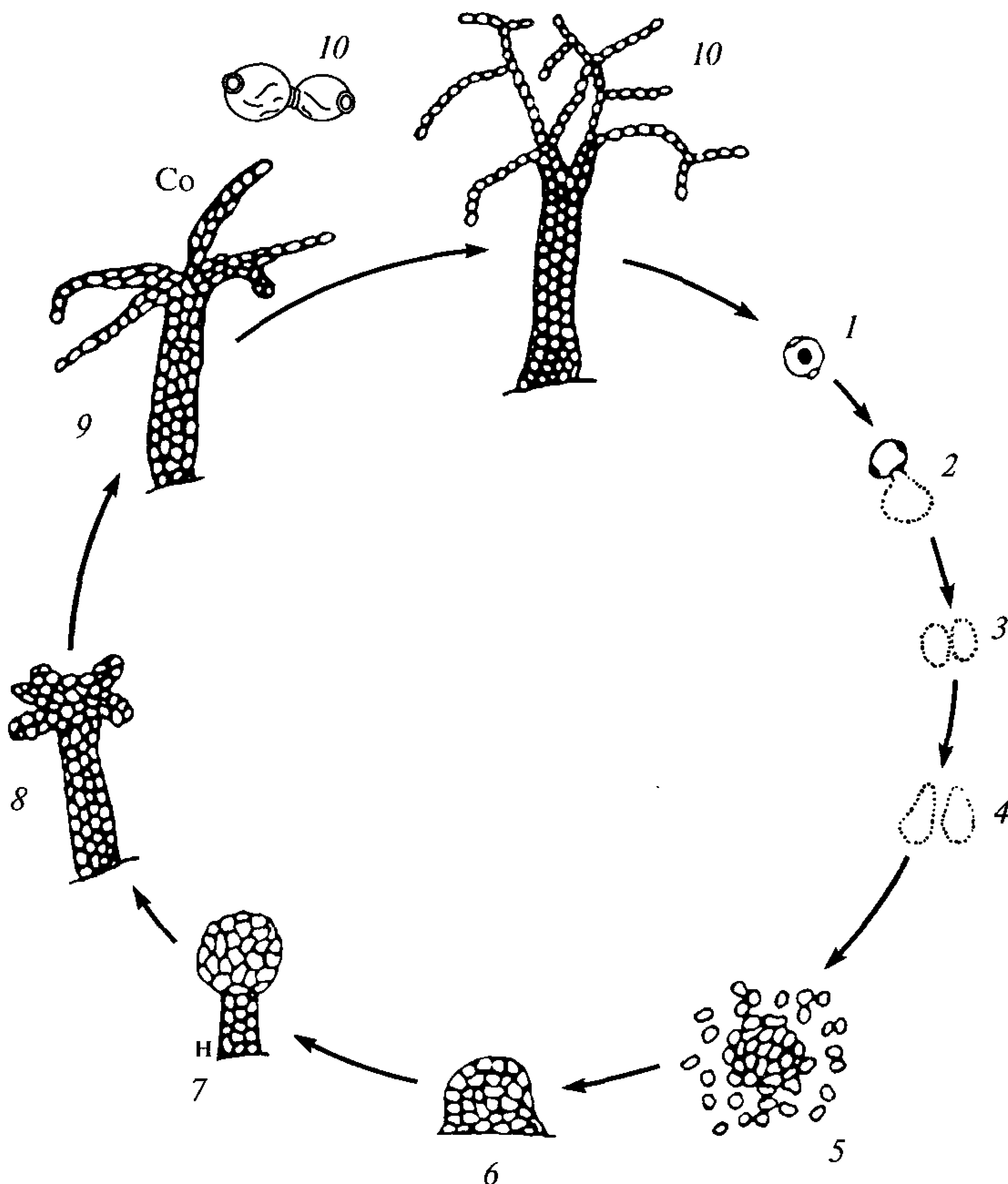


Рис. 81. Жизненный цикл *Acrasis rosea*:

1—4 — прорастание споры миксамёбой, инцистирование последней и новое прорастание; *5* — агрегация миксамёб; *6—7* — образование сорокарпа с дифференцировкой на ножку (н) и сороген (Со); *8* — ветвление сорогена; *9* — организация миксамёб в цепочки спор; *10* — зрелый сорокарп; *10'* — две связанные между собой споры (Э. Мюллер, В. Лёффлер, 1995)

длины. Детали строения таких зооспор еще практически не изучены. Половой процесс неизвестен.

У акразиса розового (*Acrasis rosea*, рис. 81) споры прорастают в амёбы, которые питаются бактериями, дрожжами, зооспорами грибов и претерпевают митозы и деления клеток, так что из одной клетки может возникнуть довольно обширная популяция. В митохондриях этих клеток имеется отчетливая структура — так называемое р-тельце, функция которого неясна.

При неблагоприятных условиях (обычно при резком высыхании) амёбы способны инцистироваться.

При благоприятных условиях амёбы могут начать группироваться, образуя псевдоплазмодий, из которого формируется сорокарп (рис. 81, *10*) — структура, напоминающая розовое крошечное деревце. Отдельные амёбы при этом округляются и окружаются жесткими клеточными стенками. «Веточки» состоят из одного ряда клеток, «ствол» в сечении представлен несколькими клетками.

Клетки «веточек» и «ствола» могут превращаться в споры, но споры из «ствола» отличаются тем, что имеют рубчики (гилумы).

3. Акразиевые встречаются повсеместно: на почве, растительных остатках, отмерших плодовых телах грибов и т.д. Особенно широко они встречаются на помете животных. Некоторые виды акразиевых очень распространены, но их редко ищут.

ИМПЕРИЯ ЗАДНЕЖГУТИКОВЫЕ — OPISTHOCONTAE ЦАРСТВО — AMOEBOZOA (MYXOBIONTA)

Царство Amoebozoa отличается тем, что у входящих в него организмов тело представляет собой одноядерные амёбы (с псевдоподиями или без них) или многоядерные *плазмодии*, а также *псевдоплазмодии*, т.е. колонии амёб. Из этого царства здесь рассматриваются только два отдела (типа), объединяемые в **подцарство слизевики (Myxomycetobionti)**: настоящие слизевики и диктиостелиевые.

Отдел настоящие слизевики — Myxomycota (или тип Mycetozoa)

Общая характеристика

1. В вегетативном состоянии это более или менее амебоидные организмы, представляющие собой как бы гигантскую амёбу (так называемый плазмодий).

2. При размножении плазмодий превращается в различного рода вместилища, содержащие обычно массу спор. Реже это вместилище содержит мало спор или всего одну. При прорастании споры выходящий из нее голый протопласт

может быть либо одноядерной амебоидной клеткой (миксамёбой), либо представлять собой зооспору (планоцит), снабженную одним или двумя передними жгутиками (если жгутика два, то один значительно длиннее другого). В большинстве случаев жгутики через некоторое время исчезают и зооспора превращается в миксамёбу. Как зооспоры, так и миксамёбы способны к размножению делением. Через некоторое время они начинают сливаться попарно, со слиянием ядер, образуя зиготу. У ряда родов стадия миксамёбы отсутствует и половое слияние происходит между клетками, имеющими жгутики. Во многих случаях зигота продолжает свое существование как голая амебоидная клетка, которая поглощает пищу и увеличивается в размере. Рост сопровождается митотическими делениями ядра, в результате получается плазмодий. Зиготы или маленькие плазмодии могут сливаться с другими зиготами или плазмодиями, но уже без слияния ядер.

3. Для более хорошо изученных групп показано, что в вегетативном состоянии их представители диплоидны и только перед образованием спор происходит мейотическое деление ядра, поэтому инцистированные споры содержат гаплоидные ядра.

4. Обитают обычно на почве и мертвом органическом субстрате и питаются путем внутреннего переваривания частиц пищи (в том числе бактерий, зооспор грибов, одноклеточных водорослей).

Класс протостелиевые — Protosteliomycetes

Эти слизевики обычно считаются самыми примитивными. Цикл их развития примерно следующий (рис. 82). В вегетативной фазе они развивают мелкие многоядерные плазмодии, которые к началу спороношения делятся на одноядерные части. Из каждой части вырастает по одному спорангию на тонкой полой ножке, образующему от одной до четырех спор. Зрелый спорангий отделяется от ножки и в подходящих условиях прорастает 4—8 зооспорами без клеточных стенок или миксамёбами. Зооспоры превращаются в миксамёбы, втягивая жгутики.

У немногих представителей этого класса слизевиков известен половой процесс.

Наиболее известен ***род Ceratiomyxa***, широко встречающийся в лесах средней полосы России. Один из самых распространенных видов — *C. fruticulosa*, обитающий по всему земному шару, чаще на гнилой древесине, иногда на опавших листьях или лесной подстилке. Плазмодии прозрачные, бесцветные или желтоватые, а возникающие из них спороношения тоже бывают белыми или желтоватыми (раньше их даже трактовали как разные виды). Спороношения представляют собой пучки колонок или сосочков высотой 1—2 мм, поверхность которых покрыта спорами, сидящими на тонких ножках (фактически односпоровыми спорангиями) (рис. 83).

Известен половой процесс, напоминающий половой процесс миксогастровых (см. ниже).

Некоторые исследователи считают протостелиевые гетерогенной группой, часть которой более родственна миксогастровым, а часть — диктиостелиевым.

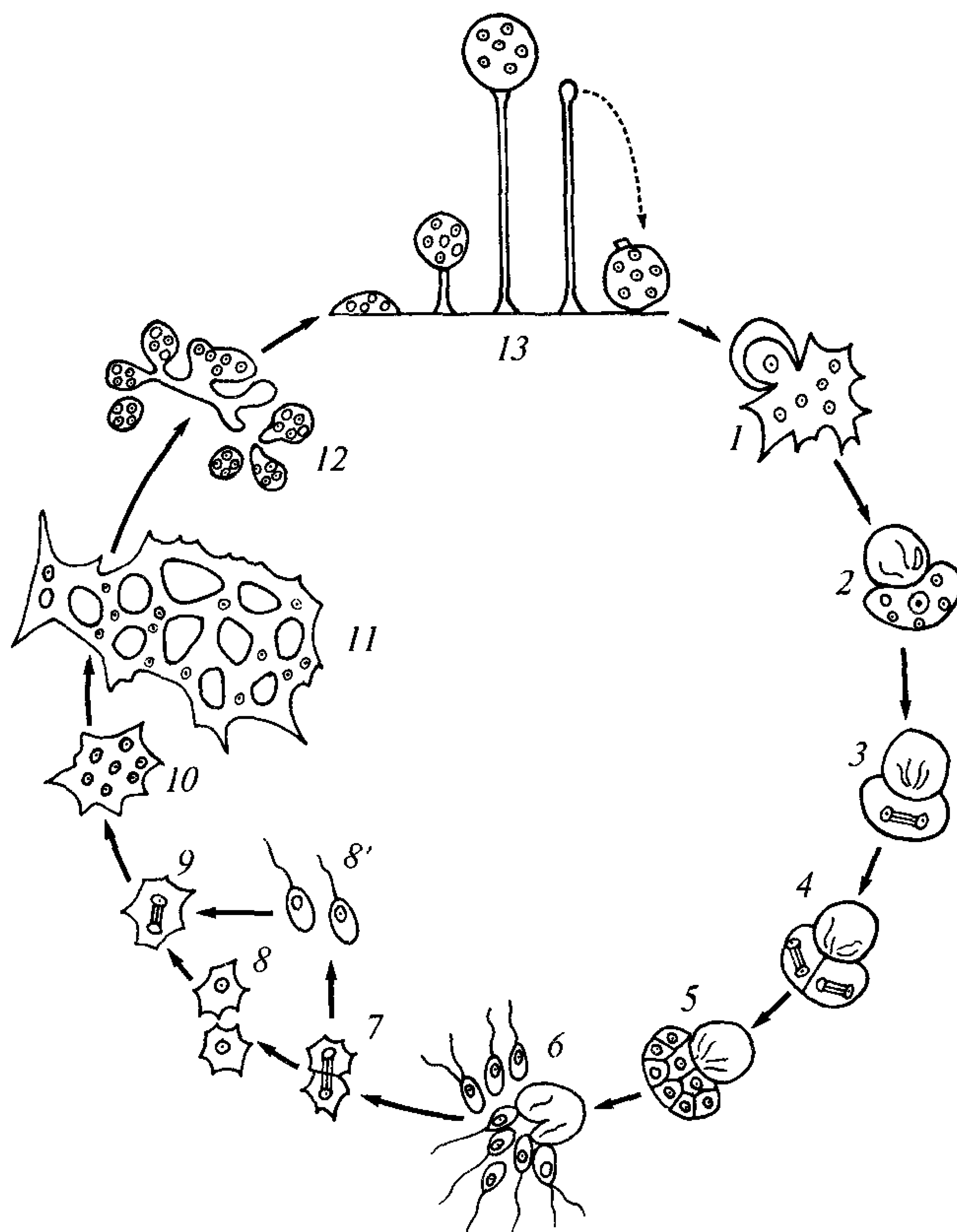


Рис. 82. Схема цикла развития протостелид:

1 — прорастающая спора; *2* — образование цисты; *3—4* — два деления единственного сохранившегося ядра; *5* — третий митоз; *6* — образование зооспор; *7—9* — деление клеток с образованием зооспор (*8'*); *10—11* — образование из амебоида сетчатого плазмодия; *12* — образование предспоровых клеток; *13* — спорогенез

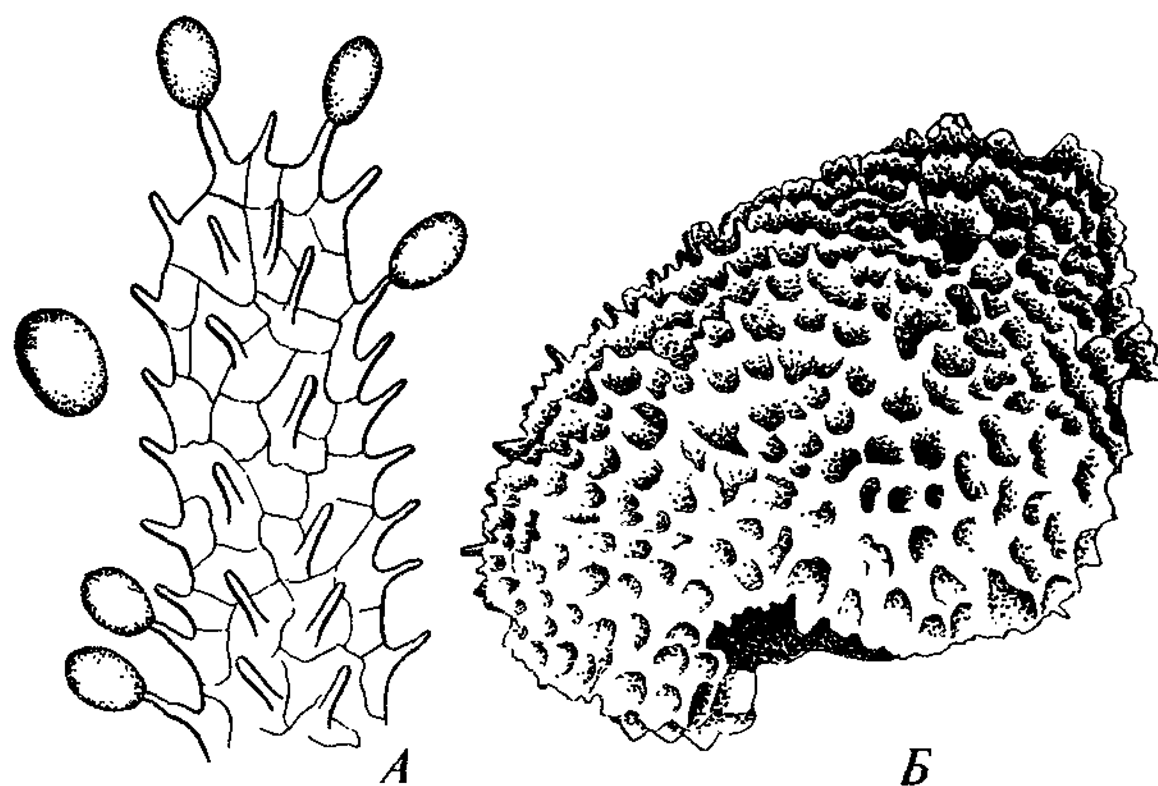


Рис. 83. *Ceratiomyxa*:

А — *Ceratiomyxa fruticulosa* var. *flexuosa*, спорангии на ножках, сидящие на рожковидном выросте; *Б* — *C. fruticulosa* var. *poroides*, внешний вид спороношения

Класс собственно слизевики (миксогастровые) — Myxomycetes (Myxogasteromycetes, Myxogastrida)

Класс слизевиков наиболее богат видами (свыше 1 000) и является центральным классом отдела. Вегетативное тело — многоядерный плазмодий. Он передвигается от света (отрицательный фототаксис) и в более сырые места (положительный гидротаксис), поэтому в естественной обстановке обычно скрыт в толще субстрата, но его можно вызвать на поверхность, воспользовавшись реакцией движения навстречу слабому току воды (положительный реотаксис). При поступательном движении плазмодия токи цитоплазмы направляются преимущественно в одну сторону, в эту же сторону развиваются и новые цитоплазматические выросты. Скорость движения составляет около 0,1 мм/мин. Питается плазмодий растворенными органическими веществами, отчасти поглощает твердые частицы, например бактериальные и дрожжевые клетки. При этом он может двигаться в сторону скопления источников питательных веществ (положительный трофотаксис). Из плазмодия миксомицетов выделен сократительный белок актин, участвующий в организации движения.

Изучение развития плазмодиев разных видов в условиях культуры позволило выделить три основных типа: протоплазмодий, афаноплазмодий, фанероплазмодий. На ранних этапах развития все типы имеют морфологическое сходство, которое исчезает на более поздних стадиях.

Протоплазмодий характеризуется микроскопическими размерами и отсутствием циркулирующих токов протоплазмы. Фактически он представляет собой многоядерный амебоид.

Афаноплазмодий отличается отсутствием развитого слизевого чехла, имеющегося у других типов плазмодия. Это прозрачное образование, имеющее вееровидную, а перед споруляцией — коралловидную форму с плохо различимой сетчатой структурой. Этот тип плазмодия менее устойчив к обезвоживанию, чем остальные.

Фанероплазмодий подобен афаноплазмодию, но более плотный, вееровидной формы и с хорошо развитой сетчатой структурой. В нем присутствуют система жилок, обеспечивающих ток цитоплазмы, а также защитный слизистый чехол. Он часто окрашен в различные оттенки красного, желтого, розового, коричневого и черного цветов.

После периода вегетативного роста плазмодий выползает на поверхность субстрата. При этом он приобретает вид слизистой лепешки — бесцветной или окрашенной в желтый, красноватый, синеватый и другие цвета. Затем на его поверхности образуются выросты, развивающиеся в спорангии. Все ядра одновременно мейотически делятся. На поверхности спорангия выделяется довольно толстая оболочка, дающая иногда реакцию на целлюлозу, а содержимое его распадается на одноядерные участки, превращающиеся в споры. У большинства кроме спор в спорангии имеется еще особый капиллиций в виде тонких нитей, сплошных или полых внутри, неразветвленных или разветвленных, отдельных или анастомозирующих между собой. Основное назначение их, по-видимому, — разрыхление споровой массы и рассеивание ее после того, как оболочка спорангия разорвется. Капиллиций развивается из вакуолей, появляющихся в цитоплазме, вытягивающихся и сливающихся в канальцы. Если внутрь вакуолей цитоплазма выделяет твердеющее вещество,

сходное с веществом оболочки спорангия или спор, то получаются сплошные нити капиллиция. Полые же трубки капиллиция образуются из затвердевающих стенок вакуолей, содержимое которых в этом случае исчезает. Строение капиллиция остается очень постоянным и служит важнейшим признаком для различения родов и видов миксомицетов.

Спорангии образуются обыкновенно группами на поверхности плазмодия и потребляют все его содержимое. У некоторых видов отдельные спорангии столь тесно соединяются и срастаются друг с другом, что теряют индивидуальность и развиваются в более массивные округлые тела — эталии, окруженные общей оболочкой. Внутри оболочки стенки слившихся спорангиев остаются часто в виде более или менее заметных обрывков — псевдокапиллиция, выполняющего ту же функцию, что и настоящий капиллиций.

У миксогастровых слизевиков существует несколько типов спорофоров — плазмодиокарп, спорангий, псевдоэталий и эталий.

Плазмодиокарп — сидячее спороношение неправильной формы. При его образовании плазмодий не претерпевает морфологических перестроек и лишь покрывается оболочкой (перидий).

Спорангий — дифференцированное споровместилище, состоящее из спороносной головки с ножкой или сидячее.

Псевдоэталий — группа спорангиев, сросшихся боковыми стенками без потери индивидуальности каждого спорангия и не образующих общей оболочки.

Эталий — группа спорангиев, слившихся в единое крупное плодовое тело, покрытое общей оболочкой (кортекс).

Строение плодовых тел миксомицетов достаточно своеобразно. В основании спорокарпа имеется стерильное образование — гипоталлюс, имеющий вид очень тонкой пленки или сеточки. Он представляет собой остаток плазмодия, не принявший участия в образовании плодового тела. Внутри спороношений находится капиллиций — система нитевидных образований, формируемая содержимым вакуолей плазмодия и служащая для разрыхления споровой массы и рассеивания спор. У видов, образующих эталии, псевдокапиллиций — остатки стенок спорокарпов. Он увеличивает механическую прочность спороношения, но не участвует в разрыхлении спор. У многих миксомицетов имеется ножка, формирующаяся в основном из стерильного участка плазмодия (гипоталлюса). Ножка может либо заканчиваться у основания спороносной головки, либо входить внутрь нее. Эта часть, называемая колонкой, может иметь разнообразную форму. Основную часть спорокарпа занимают споры. Зрелые споры распространяются потоками воздуха. Они очень долго (до нескольких десятков лет) способны сохранять способность к прорастанию.

При благоприятных условиях спора поглощает воду, разламывает клеточную стенку и выходит в виде одной голой клетки — зооспоры (реже двух клеток). Зооспора закруглена сзади и вогнута спереди, где выходят два неравновеликих гладких жгутика (реже жгутик один). Эти подвижные клетки поглощают пищу наподобие амёбы. Пищей служат, как и для плазмодия, в основном бактериальные и дрожжевые клетки, но могут использоваться и другие органические объекты. Зооспоры могут несколько раз делиться и, наконец, теряют жгутики и становятся более округлыми, превращаясь в миксамёб, которые увеличиваются в размере и в свою очередь несколько раз делятся. Спо-

ры могут и непосредственно прорастать миксамёбами. Зооспоры и миксамёбы могут в любом сочетании сливаться попарно со слиянием ядер, образуя зиготы.

Во всех случаях зигота продолжает свое существование как голая амебоидная клетка, которая поглощает пищу и увеличивается в размере, сопровождая рост митотическим делением ядра. Так возникает плазмодий. Зиготы или маленькие плазмодии могут сливаться с другими зиготами или плазмодиями, но уже без слияния ядер.

Представители этого класса — обитатели почвы, навоза, гниющей древесины, гниющих плодовых тел шляпочных грибов и т.д.

Порядок физаровые — Physarales

Этот порядок — самый большой по числу видов порядок слизевиков. В спорангиях имеется известь в виде маленьких гранул или кристаллов. Помимо перидия она может содержаться и в капиллиции. Плодоношения могут быть как в виде отдельных спорангиев, так и в виде сросшихся, но еще не потерявших своей индивидуальности спорангиев или настоящих эталиев. Споры темные, иногда почти черные.

Виды ***рода Physarum*** имеют отдельные спорангии с перидием, инкрустированным известью. Капиллиций из нитей, содержащих известковые узелки (мелкие гранулы).

Наиболее известен широко используемый в экспериментальной биологии вид *P. polycephalum*. Его вначале бесцветный, затем ярко-желтый или зеленовато-желтый плазмодий иногда встречается на плодовых телах шляпочных грибов с нижней стороны шляпок. Спорангии сидят на длинных извилистых ножках, плотно прижатые друг к другу. Иногда они сливаются, и все спороношение становится похожим на маленький сморчок (рис. 84).

Для *P. polycephalum* удалось разработать методику выращивания в лабораторных условиях таким образом, что все этапы развития проходят в четко определенные промежутки времени, а весь жизненный цикл занимает соответственно строго определенное время.

Род Fuligo отличается объемистыми эталиями до 20 см и более в диаметре. Особенно крупными, пышными и яркими бывают желтые плазмодии *F. septica*. Окраска их бывает белой, желтой, красноватой или почти коричневой. Псевдокапиллиций в виде неправильной сети со вздутыми узлами, содержащими аморфные зерна извести. Перидий тоже содержит много извести, поэтому он очень хруп-

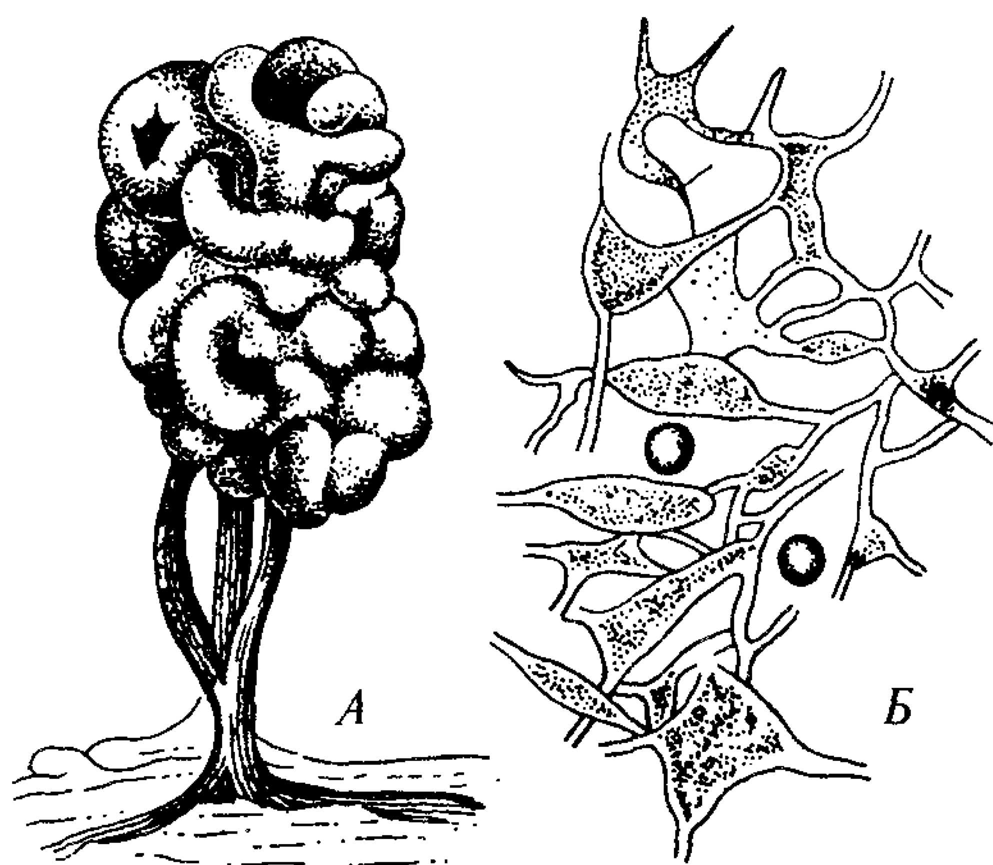


Рис. 84. *Physarum polycephalum*:
А — внешний вид спороношения; *Б* — капиллиций и споры

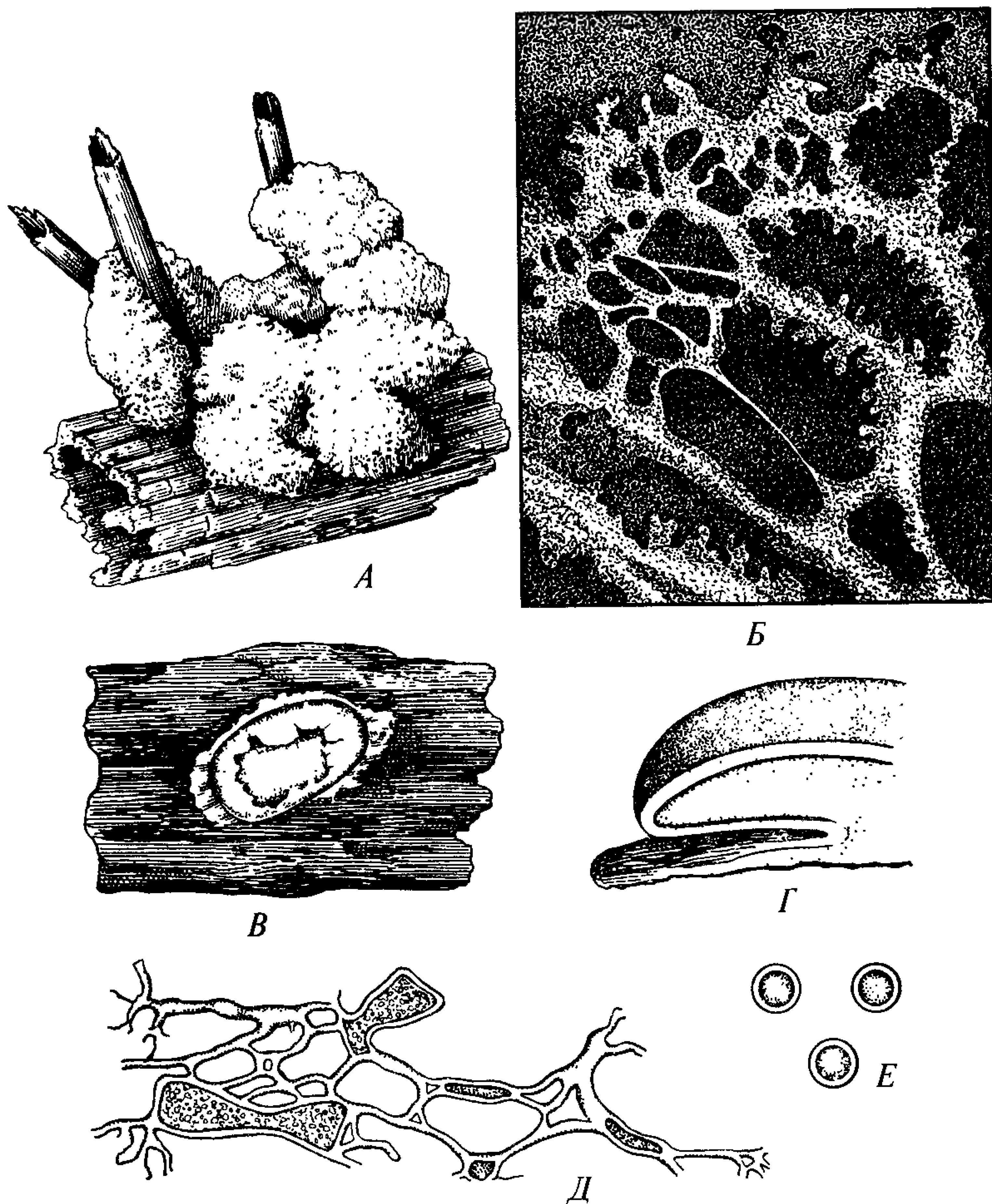


Рис. 85. *Fuligo septica*:

А — общий вид плазмодия; *Б* — часть плазмодия под микроскопом; *В* — эталий; *Г* — часть эталия в разрезе; *Д* — псевдокапиллиций; *Е* — споры

кий и при созревании отслаивается целыми кусками, обнажая почти черную массу спор (рис. 85).

Порядок стемонитовые — Stemonitales

У представителей порядка плазмодий очень нежный, прозрачный. Спороношение — отдельные спорангии или эталии. Извести у них ни в капиллиции, ни в перидии нет. Капиллиций обычно состоит из более или менее сетчато анастомозирующих нитей. Спорангии часто сидят на ножке различной длины, продолжающейся дальше внутрь спорангия в виде колонки, от которой отходят темные веточки капиллиция. Споры темные.

У видов ***рода Stemonitis***, встречающихся на гнилой древесине, отмерших ветвях, засохших листьях и т.п., отдельные вертикально вытянутые спорангии располагаются группами в виде «щеточки». Они очень рано утрачивают

перидий и напоминают крошечные перышки темно-коричневого цвета 5—15 мм высотой (рис. 86).

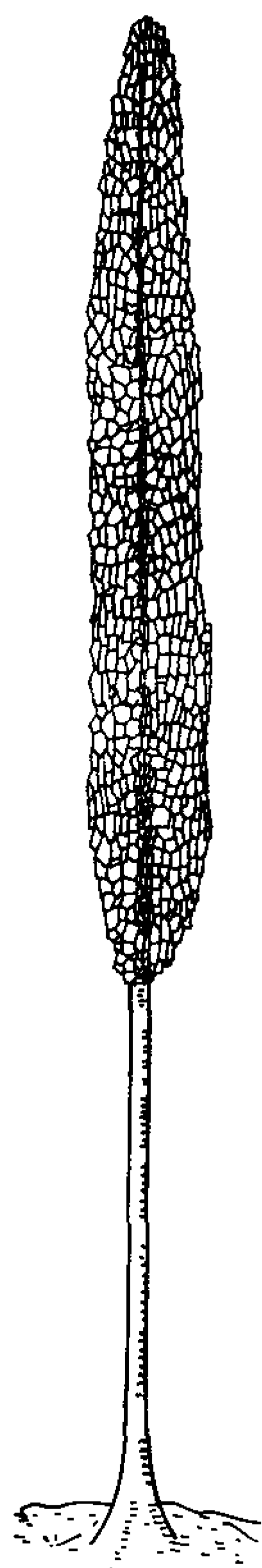


Рис. 86. *Stemonitis*: капиллиций

Порядок лицеевые — Liceales

Плодовые тела представителей порядка самого разнообразного строения: спорангии, эталии (встречаются только в этом порядке), плазмодиокарпы. Колонка и настоящий капиллиций отсутствуют. Споры светлые, иногда почти бесцветные.

Наиболее известный представитель — ***Lycogala epidendrum*** (рис. 87). Этот слизевик встречается повсеместно и при благоприятных условиях весьма нередко, чаще всего на сильно сгнивших, замшелых пнях и валежных стволах. Плазмодий кораллово-красный. Эталии имеют размер с горошину и больше (до 1,5 см в диаметре), располагаются группами. Сначала они нежно-розовые, с гладким перидием и слизистым содержимым внутри. По консистенции это содержимое напоминает молоко, но такого же розового цвета, как и перидий. Отсюда и происходит название рода, в переводе означающее «волчье молоко» (русское народное название этого слизевика — «вол-

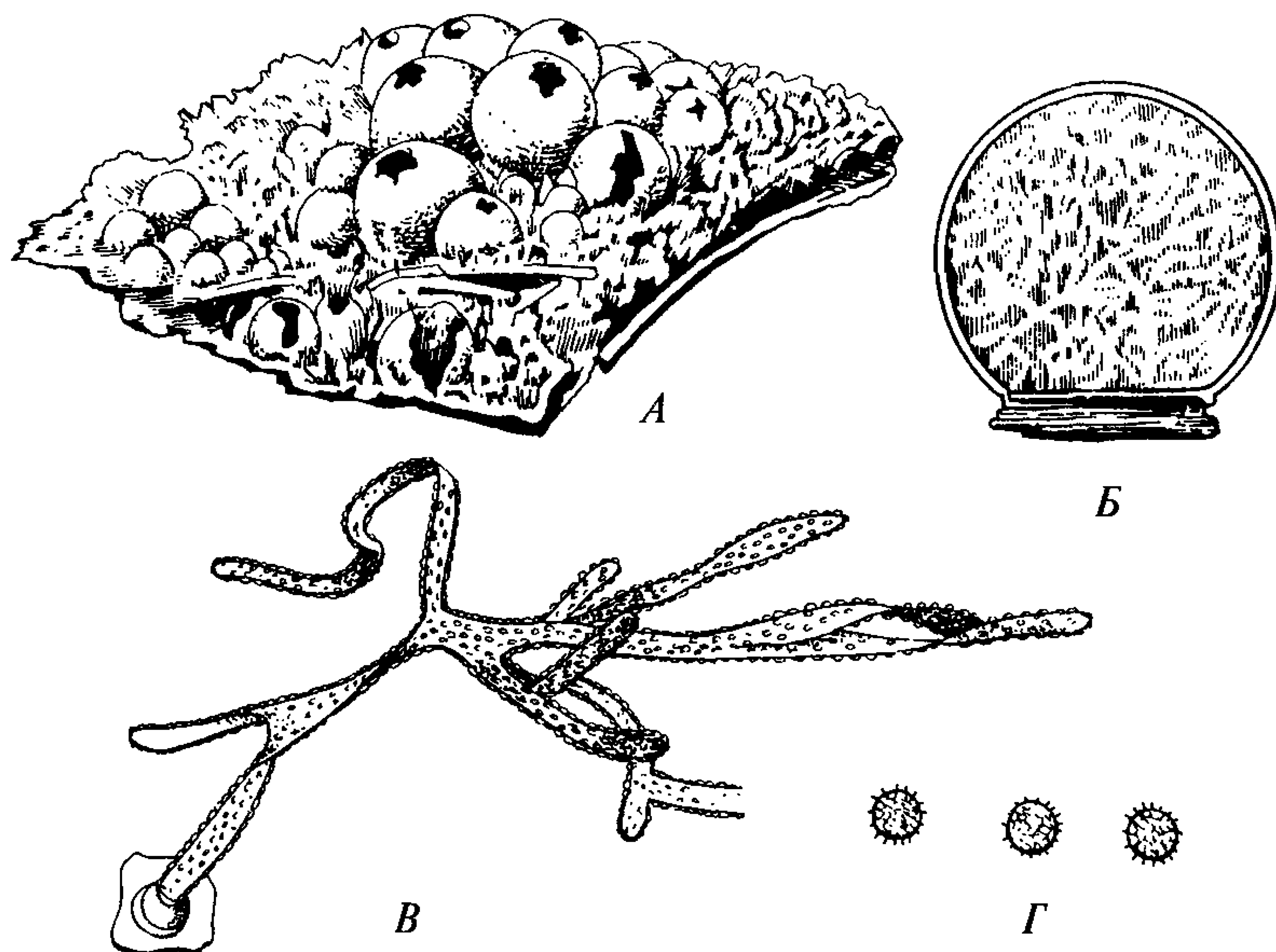


Рис. 87. *Lycogala epidendrum*:
А — эталии; *Б* — зрелый эталий в разрезе; *В* — нить псевдокапиллиция; *Г* — споры

чье вымя»). Затем эталии темнеют, становятся серо-бурыми. Перидий их становится тонким и покрывается мельчайшими бородавочками. Сверху эталия образуется отверстие, из которого при малейшем толчке вылетают споры. В таком виде эталии *Lycogala* очень похожи на мелкие плодовые тела грибов-дождевиков. Псевдокапиллиций в виде системы плоских ветвящихся трубок, с неравномерными утолщениями и бородавчатой поверхностью.

Порядок трихиевые — Trichiales

Представители этого порядка, как и *Lycogala*, чаще всего обитают на древесине. Спорангии у них на ножках или сидячие, светлоокрашенные. Встречающиеся у всех нити настоящего капиллиция бывают разного, но специфичного для каждого вида облика. Они могут быть неветвящимися или ветвящимися и имеют утолщения в виде спиралей или колец, с различной орнаментацией и т.д. Перидий, споры и капиллиций обычно от желтого до охряного цвета.

Наиболее распространены виды ***рода Trichia***, характеризующиеся отдельными сидячими спорангиями, расположенными обычно довольно обширным палисадным слоем, и одиночными, неразветвленными, полыми внутри нитями капиллиция, имеющими по всей длине спиралевидные утолщения и заостренными на конце (рис. 88). Плазмодий у них желтый. Их часто можно встретить на сухих деревьях с отстающей корой: на этой коре и обнажающейся древесине они образуют желтоватый налет.

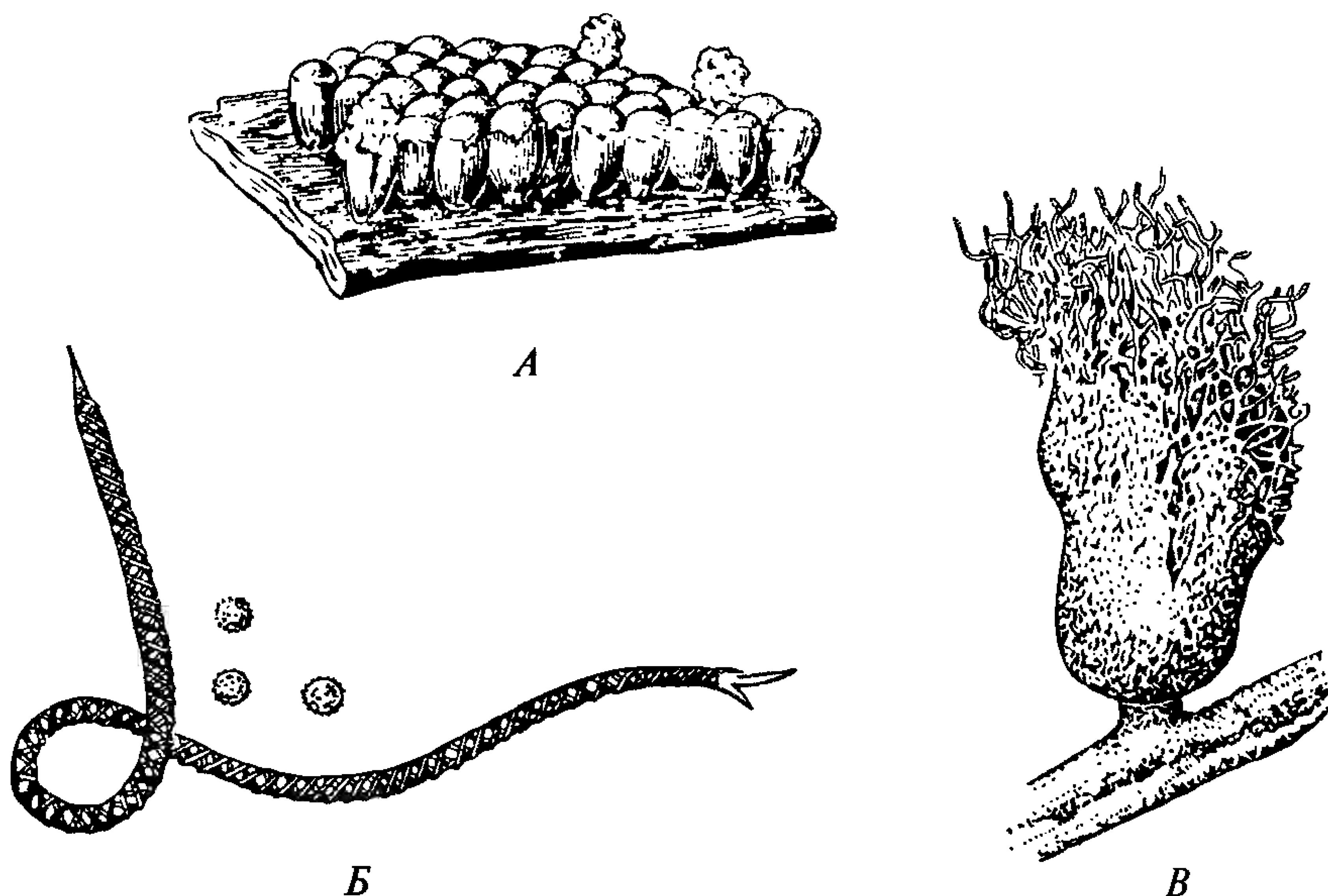


Рис. 88. *Trichia*:
А — группа спорангиев; *Б* — нить капиллиция и споры; *В* — раскрывшийся спорангий

Отдел диктиостелиевые — Dictyosteliomycota (Dictyostelida)

Общая характеристика

1. Вегетативное тело — псевдоплазмодий, т.е. колония миксамёб.

2. При образовании спороношений амёбы сползаются вместе и некоторые из них превращаются в споры.

3. Диктиостелиевые — обычнейшие организмы на навозе, в почве, на гниющих плодовых телах шляпочных грибов, гнилом растительном материале. Некоторые нередко встречаются в пещерах, где их споры могут распространяться летучими мышами и другими мелкими млекопитающими.

У ***Dictyostelium discoideum*** (рис. 89) спороношение представляет собой нежную прозрачную шаровидную головку диаметром 0,2—0,3 мм, сидящую на прямой беловатой или желтоватой ножке длиной 3—8 мм. Первоначально отдельные амёбы живут независимо друг от друга, поглощая питательные вещества и размножаясь продольными делениями. Когда источники питания кончаются, амёбы сползаются вместе (стадия агрегации в псевдоплазмодии), но индивидуальности своей не теряют. Далее сгруппированные амёбы с одного участка сползаются к одной особи, которая не только привлекает их к себе, но и препятствует тому, чтобы они в свою очередь становились такими же центрами. Этот процесс регулируется с помощью циклического аденозинмонофосфата (цАМФ) и расщепляющего его фермента цАМФазы. Псевдоплазмодий становится более компактным (стадия конусообразования) и приобретает способность ползать как единое целое по субстрату (стадия миграции). Посередине агрегированного псевдоплазмодия амёбы, влезая друг на друга, образуют бугорок, одеваются оболочкой и превращаются в пузыри, теряя при этом протоплазму. На них влезают новые амёбы, также превращающиеся в пузыри, и т.д. В результате получается более или менее длинная ножка, кажущаяся состоящей из одного или нескольких рядов правильно расположенных клеток. Те амёбы, которые влезают на самую вершину, также одеваются оболочками, но не вздуваются и сохраняют свое содержимое. Они и представляют собой споры этого вида (стадия кульминации). Оболочки ножки и головки

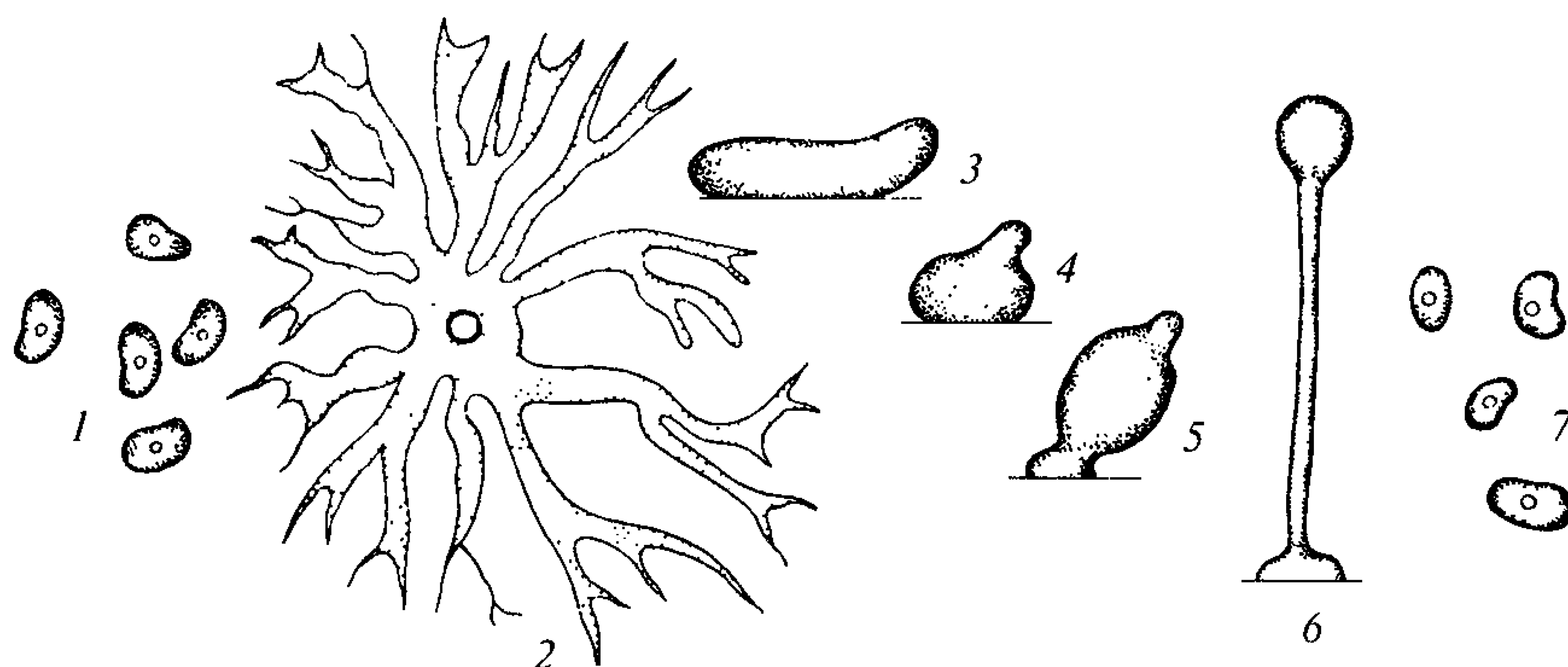


Рис. 89. Схема цикла развития *Dictyostelium discoideum*:

1 — амёбы; *2* — псевдоплазмодий; *3—5* — миграция псевдоплазмодия и формирование спороношения; *6* — спороношение; *7* — амёба

Таблица 4

Отличительные особенности диктиостелиевых и акразиевых
(по С. J. Alexopoulos et al., 1996)

Признак	Dictyosteliomycetes	Acrasiomycota
Псевдоподии амёб	Нитчатые	Лопастные
Митотический аппарат	Имеются полярные тельца веретена	Полярные тельца веретена отсутствуют
Феромоны	цАМФ и некоторые другие	Неизвестны
Миграция слизи	Имеется	Отсутствует
Наличие вакуолей перед образованием спор	Имеются	Отсутствуют
Дифференцировка сорокарпа	Клетки ножки не прорастают	Клетки ножки прорастают
Клеточная стенка спор и цист	Целлюлозная	Целлюлоза полностью отсутствует
Жгутики	Отсутствуют	Известны у некоторых представителей
Половое размножение	Известно у некоторых представителей	Неизвестно

построены по типу оболочек высших растений, они дают реакцию на целлюлозу. Споры прорастают каждая одной амебой.

Вид хорошо развивается в культуре (на агаризованном сенном агаре с кишечной палочкой в качестве источника пищи) и проходит весь цикл развития за 3—4 дня. Это сделало его излюбленным объектом различных экспериментальных исследований (изучение механизмов различных стадий онтогенеза, дифференциации, таксисов, взаимоотношения между клетками и т.д.).

У другого вида этого рода — *D. mucoroides* — головка несколько больших размеров и в зрелом виде напоминает спорангий грибов из рода мукор (*Mucor*).

D. caveatum — хищный организм, питающийся плазмодиями других диктиостелиевых.

Предполагается отдаленное родство диктиостелиевых с протостелиевыми. В то же время сходство с акразиевыми (см. выше), с которыми их раньше объединяли, по-видимому, лишь внешнее, а в кардинальных признаках они различаются (табл. 4).

ЦАРСТВО НАСТОЯЩИЕ ГРИБЫ — FUNGI (MYCOTA)

Настоящие грибы — это организмы самого разнообразного строения. Чаще всего вегетативное тело — мицелий, обычно септированный, однако самые примитивные формы одноклеточные или имеют ризомицелий. Клеточные стенки, как правило, содержат хитин, маннан и глюканы; другие вещества, в частности целлюлоза, встречаются лишь изредка. Биосинтез лизина идет через

α-аминоадипиновую кислоту. Митохондрии имеют пластинчатые кристы. Типичные диктиосомы отсутствуют (за исключением некоторых Chytridiomycota). В отличие от грибоподобных организмов (микоидов) для настоящих грибов характерно активное образование ациклических полиолов (включая маннит «высших» дикариомицетов). Жгутики известны только у самых примитивных представителей. Обычно это один гладкий жгутик, направленный назад по ходу движения зооспоры или гаметы (только у очень немногих жгутиков может быть до 10 и более). Для многих настоящих грибов характерно наличие в цикле развития дикариофазы, завершающейся образованием мейоспорангиев; возникающая при этом диплофаза очень короткая.

Экология грибов чрезвычайно разнообразна: здесь есть и сапротрофы, и паразиты, и симбионты. Роль этих организмов в природе колоссальна, прежде всего как редуцентов. Мертвый растительный материал разлагается почти исключительно настоящими грибами.

Царство настоящие грибы обычно подразделяется на несколько отделов.

1. ***Хитридиомицеты*** (***Chytridiomycota***). Мицелий развит слабо или вегетативное тело представляет собой одиночную, иногда лишенную стенки клетку. Имеются формы с ризомицелием. Бесполое размножение с помощью зооспор с одним бичевидным («гладким») жгутиком. Половой процесс — гаметогамия разных типов или хологамия. В клеточных стенках содержатся хитин и глюканы. Только у хитридиомицетов имеются жгутиковые стадии.

2. ***Зигомицеты*** (***Zygomycota***). Мицелий хорошо развит, у большинства представителей отдела он неклеточный. Дрожжевидные формы известны, но встречаются редко и лишь в определенных условиях. Бесполое размножение преимущественно спорангиоспорами, реже односпоровые спорангии отрываются целиком и таким образом функционируют как конидии. Половой процесс — зигогамия. Клеточные стенки мицелия содержат хитин и хитозан.

3. ***Аскомицеты*** (***Ascomycota***). Мицелий хорошо развит, септированный. Встречаются также дрожжевидные формы. Бесполое размножение при помощи конидий. Половой процесс — чаще всего гаметангиогамия. Споры полового размножения образуются эндогенно — в сумке. Клеточные стенки содержат хитин и глюканы; у дрожжей — глюканы и маннаны.

4. ***Базидиомицеты*** (***Basidiomycota***). Мицелий хорошо развит, септированный. Известны дрожжевидные формы. Бесполое размножение при помощи конидий. При половом процессе никаких специальных половых органов не образуется. Споры полового размножения образуются экзогенно — на базидии. Клеточные стенки содержат хитин и глюканы.

Как отдельная группа выделяются несовершенные грибы, или дейтеромицеты, представляющие собой совокупность конидиальных стадий (анаморф) аскомицетов (значительно реже базидиомицетов), у которых половое спороношение неизвестно, встречается редко или в другое время (например, после зимовки).

Отдел хитридиомицеты — Chytridiomycota

Отдел Chytridiomycota, в состав которого входит только один класс хитридиомицеты (Chytridiomycetes), обычно рассматривается как самая примитивная, исходная в царстве грибов группа.

Общая характеристика

1. Вегетативное тело имеет в целом примитивную организацию. В ходе эволюции она претерпела лишь незначительные усложнения. Самые примитивные представители совершенно не имеют мицелия, и тело их в вегетативном состоянии представлено одиночной клеткой, иногда лишенной жесткой клеточной стенки. Другие развивают ризомицелий или настоящий мицелий (несептированный).

2. Основа клеточной стенки хитиново-глюкановая, как и у высших грибов.

3. Отличительная особенность отдела — во всем царстве грибов только у его представителей имеются в цикле развития жгутиковые стадии — зооспоры и гаметы с одним гладким жгутиком, при движении всегда направленным назад. Только у анаэробных видов из порядка неокаллимастиксовых (Neocallimasticales) число жгутиков может быть до 10 и больше.

4. Бесполое размножение — обычно зооспорами.

5. Половое размножение может осуществляться разными способами. Следует отметить, что для многих видов оно неизвестно или достоверно не подтверждено. Здесь известны все типы планогамии — изогамия, гетерогамия и оогамия, а также слияние гаметангиев и даже соматогамия, осуществляемая путем контакта между частями ризомицелиев.

6. В большинстве хитридиомицеты, насколько известно, гаплонты, но встречается и смена ядерных фаз.

7. Хитридиомицеты — преимущественно водные (морские и пресноводные) организмы, реже они встречаются во вневодных местообитаниях, особенно в почве. Это паразиты на водорослях или низших животных, реже — на сухопутных растениях, или сапротрофы на субстратах, содержащих хитин, целлюлозу или кератин. Особое положение занимает порядок Neocallimasticales — его представители обитают как анаэробы в кишечном тракте травоядных животных.

8. Хитридиомицетов насчитывается около 1 000 видов. Число порядков несколько варьирует в разных системах.

Классификация Chytridiomycetes до недавнего времени основывалась главным образом на степени развития таллома и форме полового процесса. В настоящее время огромное значение стали уделять особенностям строения (ультраструктуре) зооспор (рис. 90).

У большинства хитридиомицетов зооспоры одножгутиковые, хотя, как уже упоминалось, у некоторых анаэробных видов число жгутиков может быть больше 10. Ядро одно. Его форма и расположение различны и могут служить диагностическим признаком. У одножгутиковых форм возле базального тела (кинетосомы) жгутика имеется второе базальное тело («покоящееся»). От базального тела в глубь цитоплазмы отходят микротрубочки, образующие жгутиковые корни и в некоторых случаях более массивные фибриллярные образования — ризопласты. Эти структуры контактируют с различными органеллами клетки. В число органелл входят одна или несколько митохондрий, микротельца, тяжи эндоплазматической сети и липидные тельца — либо одно большое, либо несколько мелких, расположенных в специфических частях зооспоры. Липидные тельца имеются в зооспорах всех аэробных хитридиомицетов и находятся в тесной связи с микротельцами, митохондриями и мембранными цистернами, образуя так называемый комплекс микротелец — липидных

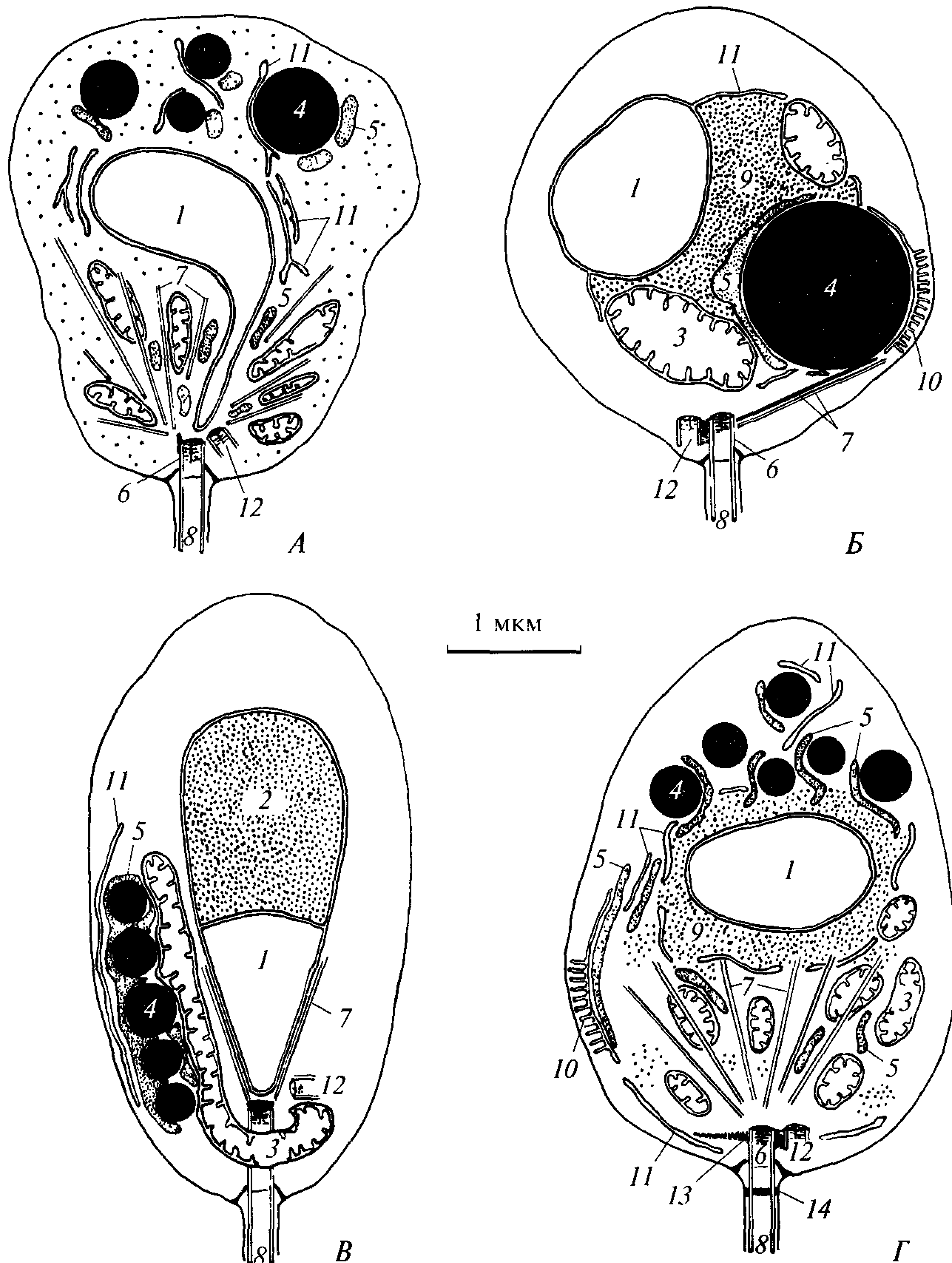


Рис. 90. Схематическое изображение зооспор хитридиомицетов:

А — *Spizellomyces* (Spizellomycetales); *Б* — *Rhizophydium* (Chytridiales); *В* — *Catenaria* (Blastocladiales); *Г* — *Monoblepharella* (Monoblepharidales); *1* — клеточное ядро; *2* — ядерный колпачок; *3* — митохондрия; *4* — липидное тельце; *5* — цитосома (микротельце); *6* — кинетосома; *7* — микротрубочка; *8* — жгутик; *9* — рибосома; *10* — румпосома; *11* — эндоплазматическая сеть; *12* — покоящаяся кинетосома; *13* — полосатый диск; *14* — электронно-плотная область у основания жгутика (C.J.Alexopoulos et al., 1996)

глобул (КМЛГ). Степень сложности этого комплекса варьирует, а детали структуры используются для разделения порядков. В зооспорах хитридиомицетов имеется еще одна органелла, по-видимому, нигде больше не встречающаяся. Это так называемая гамма-частица — небольшая, связанная с мембраной органелла, содержащая электронно-плотный материал. Предполагают, что она служит для запасания белка.

Рибосомы в зооспоре у разных видов либо более или менее равномерно рассеяны по цитоплазме, либо тем или иным образом сгруппированы. Например, они могут образовывать так называемую ядерную шапочку, или ядерный колпачок (см. рис. 90), т.е. в виде компактной структуры примыкать к ядру со стороны, противоположной жгутику, или же полностью окружать ядро.

У представителей порядка Monoblepharidales имеется еще специфическая органелла — румпосома (см. рис. 90), для которой предполагается участие в работе жгутика.

Порядок спизелломицетовые — Spizellomycetales

Порядок объединяет достаточно примитивные формы. Вегетативное тело — одна клетка (бывшая зооспора) или центр (бывшая зооспора) с ризомицелием.

Отличительная особенность зооспор — то, что рибосомы более или менее равномерно рассеяны по всему объему; зооспоры содержат несколько липидных капель и микротелец. Неправильной формы ядро тесно приближено к основанию жгутика (см. рис. 90, *А*). Половой процесс неизвестен.

К этому порядку относятся паразиты (в том числе и биотрофные) водорослей, высших растений, беспозвоночных и грибов, а также сапротрофы, обитающие как в почве, так и в воде.

К числу представителей относятся виды ***рода Olpidium***. Из них были подробно изучены особенности цикла развития у *O. viciae* — паразита на горошке (род *Vicia*). Одножгутиковые зооспоры гриба попадают весной на листья горошка и некоторое время ползают по ним, подыскивая оптимальное для себя место. Потом они останавливаются, одеваются оболочкой и переливают свое содержимое в эпидермальную клетку хозяина, превращаясь со временем в спорангий.

Сведения о том, что зооспоры могут функционировать как гаметы, не подтвердились.

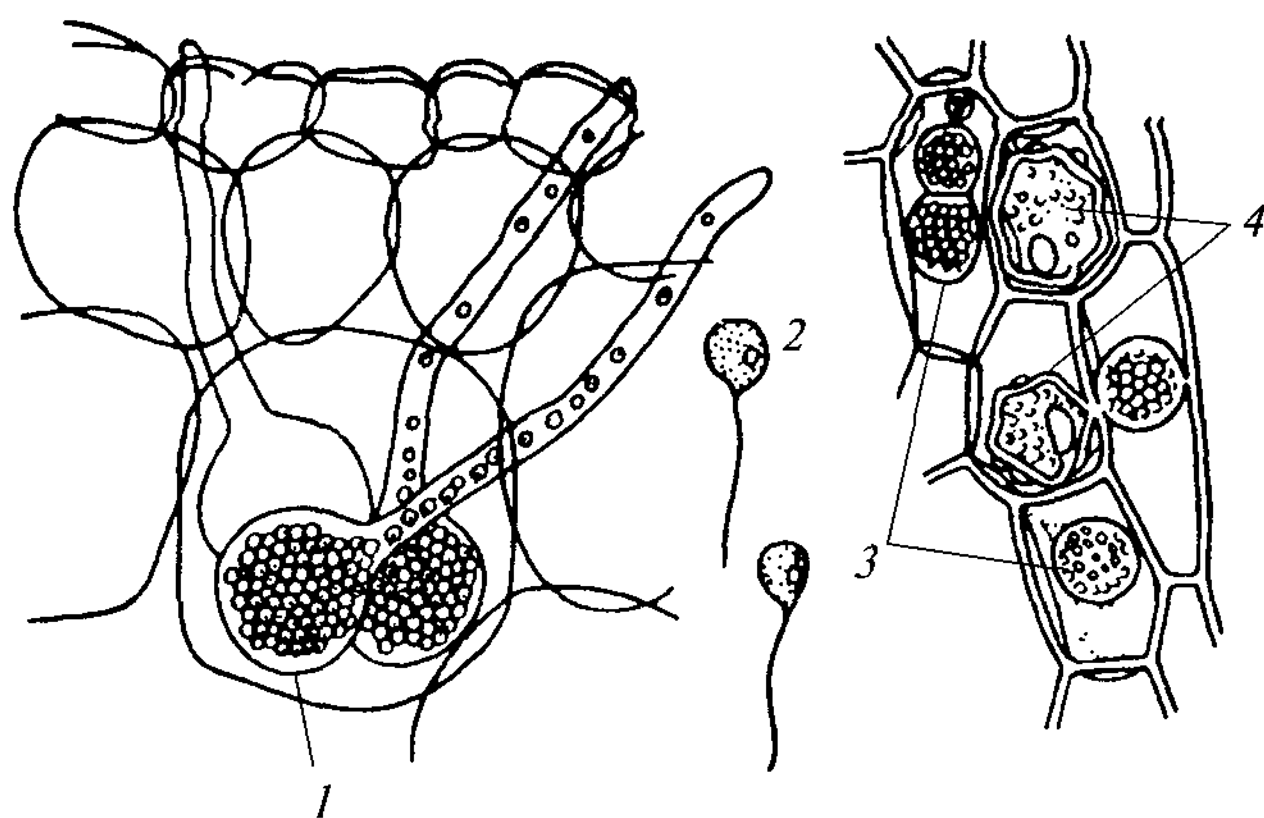


Рис. 91. *Olpidium brassicae* в клетках корневой шейки капустной рассады:
1 — зооспорангии; *2* — зооспоры; *3* — голые протопласты паразита; *4* — покоящиеся споры паразита

Из рода *Olpidium* практическое значение имеет *O. brassicae* — возбудитель болезни капусты, называемой *черная ножка*. Проростки растений заражаются в парниках, особенно при избыточной влажности почвы и загущенных посевах. Их стебель темнеет, утончается, растение поникает и гибнет. Тело паразита из эпидермиса проникает в клетки первичной коры, поэтому при превращении в зооспорангий они образуют длинную выводную трубку — «горлышко», через которое зооспоры выходят наружу. Покоящиеся споры (цисты) имеют толстую звездчатую оболочку (рис. 91).

Виды ***рода Rozella*** — по-видимому, все облигатные эндопаразиты водных грибов из отделов Chytridiomycota и Oomycota.

До недавнего времени спизелломицетовые относили к порядку хитридиевые (Chytridiales). Выделение их в самостоятельный порядок стало возможным только с применением данных электронной микроскопии.

Порядок хитридиевые — Chytridiales

К хитридиевым относится свыше 700 видов (т.е. примерно 2/3 хитридиомицетов). В целом это довольно примитивные формы, вегетативное тело которых представлено одной клеткой, хотя для некоторых характерен хорошо развитый ризомицелий.

Бесполое размножение осуществляется зооспорами, которые характеризуются следующими особенностями (см. рис. 90, *Г*). Одна или несколько митохондрий включены в комплекс микротелец — липидных глобул, а ядро расположено в стороне от этого комплекса и рибосом. Оно не связано со жгутиковым аппаратом. Рибосомы не рассеяны по клетке, а сгруппированы в ее центре и окружены двойной мембраной.

У многих имеются еще толстостенные цисты, способные переносить неблагоприятные условия, такие как высыхание и вымерзание.

Многие представители порядка обитают в воде и почве (как паразиты водорослей, водных грибов, грибоподобных организмов, беспозвоночных, корневой системы сосудистых растений). Сапротрофы обычны на растительных остатках и субстратах, содержащих хитин и кератин.

Практическое значение имеют лишь немногие виды.

Наиболее важны представители ***рода Synchytrium***, у которых цисты прорастают в сорус спорангиев, образующийся из выроста первоначального вегетативного тела.

Один из видов этого рода — биотрофный паразит *S. endobioticum*, возбудитель рака картофеля. При поражении этой болезнью на клубнях картофеля появляются бугристые опухоли, напоминающие губку (рис. 92). Жизненный цикл осуществляется примерно следующим образом. Зооспора гриба садится на поверхность молодого клубня картофеля и, не одеваясь оболочкой, переливается в одну из его эпидермальных клеток, которая разрастается (но не делится), а соседние усиленно размножаются. Паразит со временем одевается двухслойной оболочкой, превращаясь в летнюю цисту, или просорус. Она образует вырост, в который переходят протоплазма и ядро. Последнее сейчас же делится, а затем содержимое соруса распадается внутри общей оболочки на 5—7 многоядерных клеток. Число ядер там еще увеличивается, затем образуются зооспоры.

Те же зооспоры из перезрелых сорусов могут попарно копулировать с немедленным слиянием ядер. Планозигота заражает хозяина и стимулирует деление его клеток в тангентальном направлении. Оказавшись таким образом в глубине, планозигота превращается в зимнюю, или покоящуюся, цисту, которая непосредственно прорастает зооспорами (не образуя соруса).

Более усложненные представители порядка характеризуются наличием ризомицелия, который иногда трактуют как зачаточный мицелий.

Характерные представители таких хитридиевых — виды ***рода Rhizophydium***, живущие как сапротрофы или паразиты на самых разных субстратах. Так, *R. pollinis-pini* (рис. 93) обитает на плавающей в воде пыльце сосны. Зооспора садится на поверхность пылинки, одевается оболочкой и пускает внутрь тонкие разветвляющиеся отростки. Бывшая зооспора увеличивается в размерах, делается многоядерной и развивается в зооспорангий. Зооспоры выходят наружу через несколько отверстий и поражают новые пылинки.

Другой вид этого же рода — *R. mammilatum* — может как сапротроф обитать на пыльце сосны и паразитировать на нитчатых зеленых водорослях.

На эвгленах, начинающих инцистироваться, паразитирует ***Polyphagus euglenae*** (рис. 94). Очень крупная зооспора этого гриба останавливается, одевается оболочкой и пускает во все стороны нитевидные отростки, которые ветвятся и концами внедряются в клетки эвглен. На поверхности бывшей зооспоры образуется мешковидный вырост, куда переходит ее содержимое. Первоначальное ядро многократно митотически делится, и в конце концов все содержимое распадается на многочисленные зооспоры. При недостатке питания наступает половой процесс. Из центральной части одного экземпляра (мужского) образуется длинный нитевидный вырост по направлению к другому (женскому). Достигнув цели, этот вырост расширяется на конце, и сюда переходит содержимое мужского экземпляра. Зигота разрастается еще, одевается многослой-

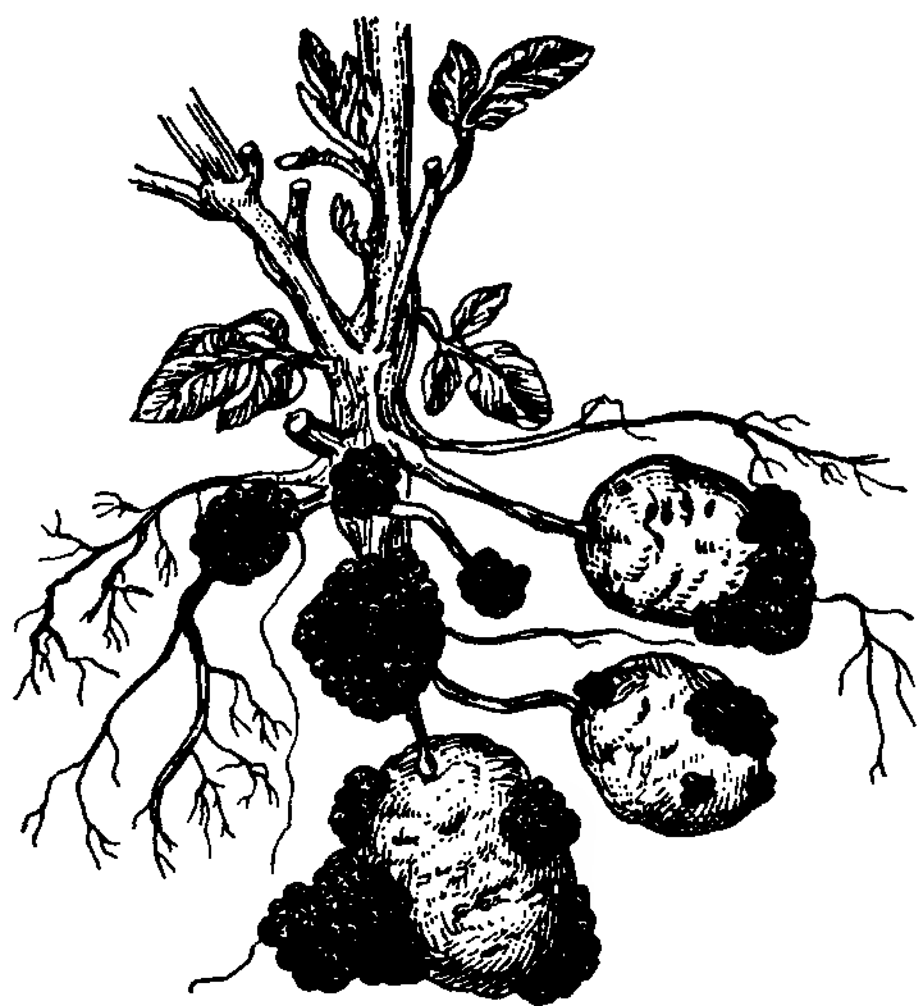


Рис. 92. *Synchytrium endobioticum*. Внешний вид поражения раком картофеля

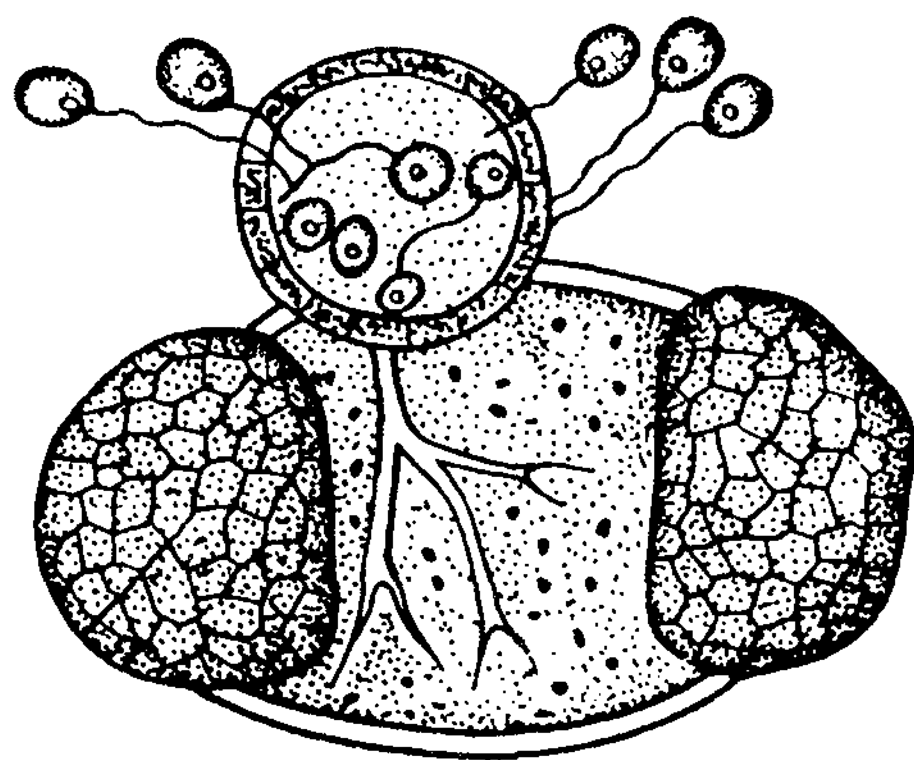


Рис. 93. *Rhizophydium pollinis-pini*. Зооспорангий с ризомицелием на пыльце сосны

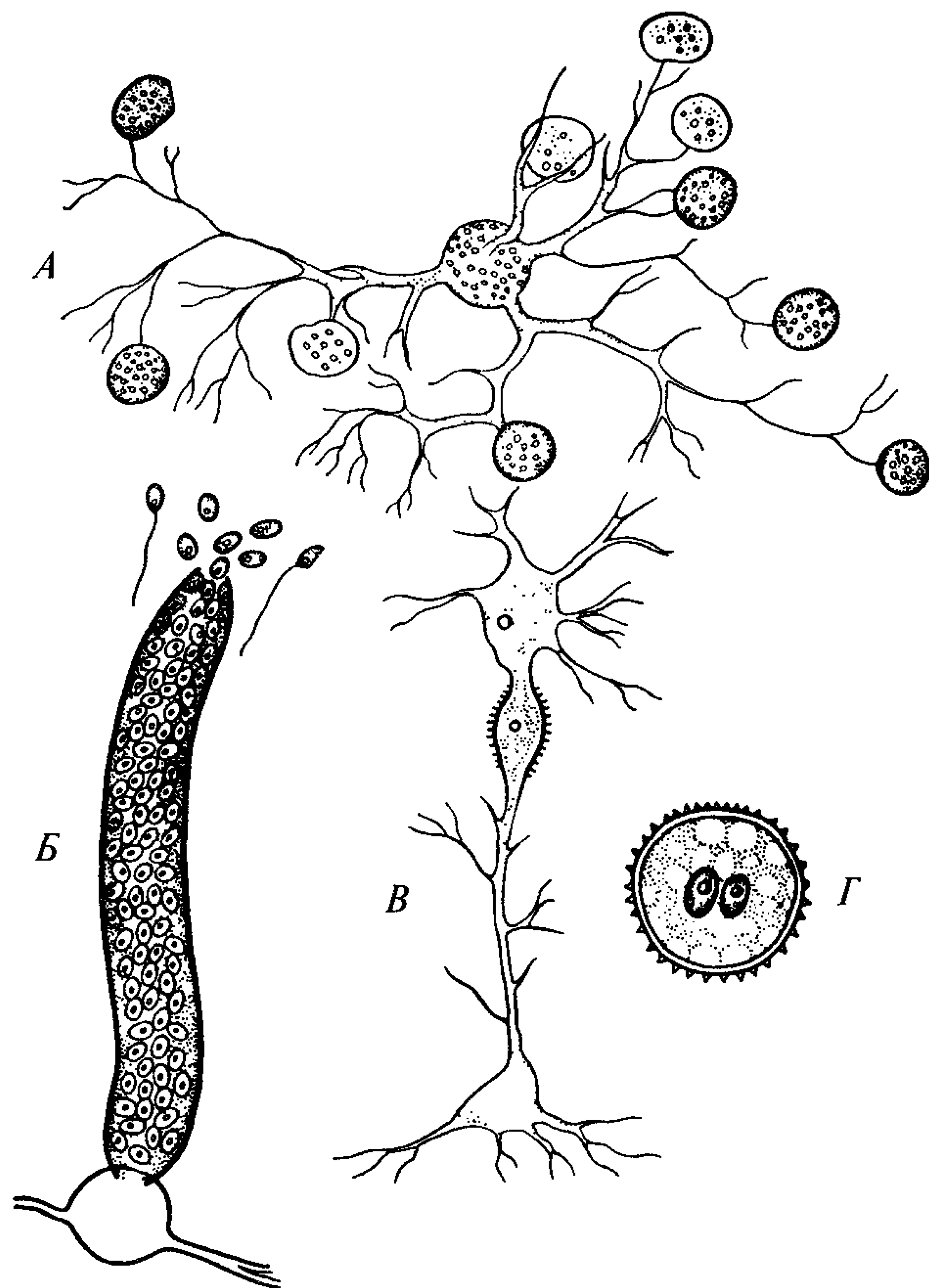


Рис. 94. *Polyphagus euglenae*:
А — тело бывшей зооспоры с ризомицелием в эвгленах; *Б* — зооспорангий; *В* — половой процесс; *Г* — зигота

ной оболочкой и переходит в состояние покоя. Кариогамия происходит только при прорастании зиготы, когда после мейоза возникает мешковидный зооспорангий, где образуются зооспоры.

Порядок неокаллимастиксовые — Neocallimasticales

Виды порядка — облигатные анаэробы (в этом состоит его уникальность среди всех грибов в целом), обитающие в рубце и слепой кишке жвачных животных. Некоторые виды имеют типичные для хитридиомицетов одножгутиковые зооспоры, у других число жгутиков может быть более 10. В состав жгутикового аппарата входит характерное околожгутиковое кольцо. Рибосомы в зооспорах сгруппированы, но комплекса липидных телец — липидных глобул, румпосом и митохондрий — нет. Отсутствие митохондрий (в этом случае они считаются утраченными в ходе эволюции) — естественная ситуация для анаэробных организмов. Для некоторых видов показана способность образовывать покоящиеся споры, которые могут сохраняться в высушенном помете в аэробных условиях.

Неокаллимастиксовые — обязательный компонент рубца жвачных. Считается, что они играют важную роль в переваривании их пищи.

Порядок бластокладиевые — Blastocladiales

Бластокладиевые — небольшая группа грибов, обитающих главным образом как сапротрофы на растительных остатках и трупах насекомых в воде. В талломе обычно более или менее ясно различаются главная ось и боковые ветви. Для представителей порядка характерно образование толстостенных покоящихся спорангиев, обычно с ямчатой поверхностью. Подвижные стадии — зооспоры и гаметы (см. рис. 90, *В*) — отличаются хорошо выраженным крупным скоплением рибосом, окруженным мембраной и примыкающим к ядру со стороны, противоположной жгутику, — так называемым ядерным колпачком (см. рис. 90, *В*). Сбоку от ядра располагается вытянутый, компактный комплекс из микротелец и липидных глобул.

У видов ***рода Blastocladia*** таллом очень простой. Он состоит из крупной цилиндрической основной клетки, от нижнего конца которой отходят ризоиды, внедряющиеся в субстрат, а на верхнем конце располагаются спорангии. Представители рода не способны использовать кислород, хотя он и не препятствует их росту.

Виды ***рода Allomyces*** (рис. 95) интересны изоморфной сменой поколений. На диплоидном мицелии развиваются зооспорангии и покоящиеся клетки, которые тоже могут превращаться в зооспорангии. Если зооспорангий развивается из покоящихся клеток, то из него выходят гаплоидные зооспоры, раз-

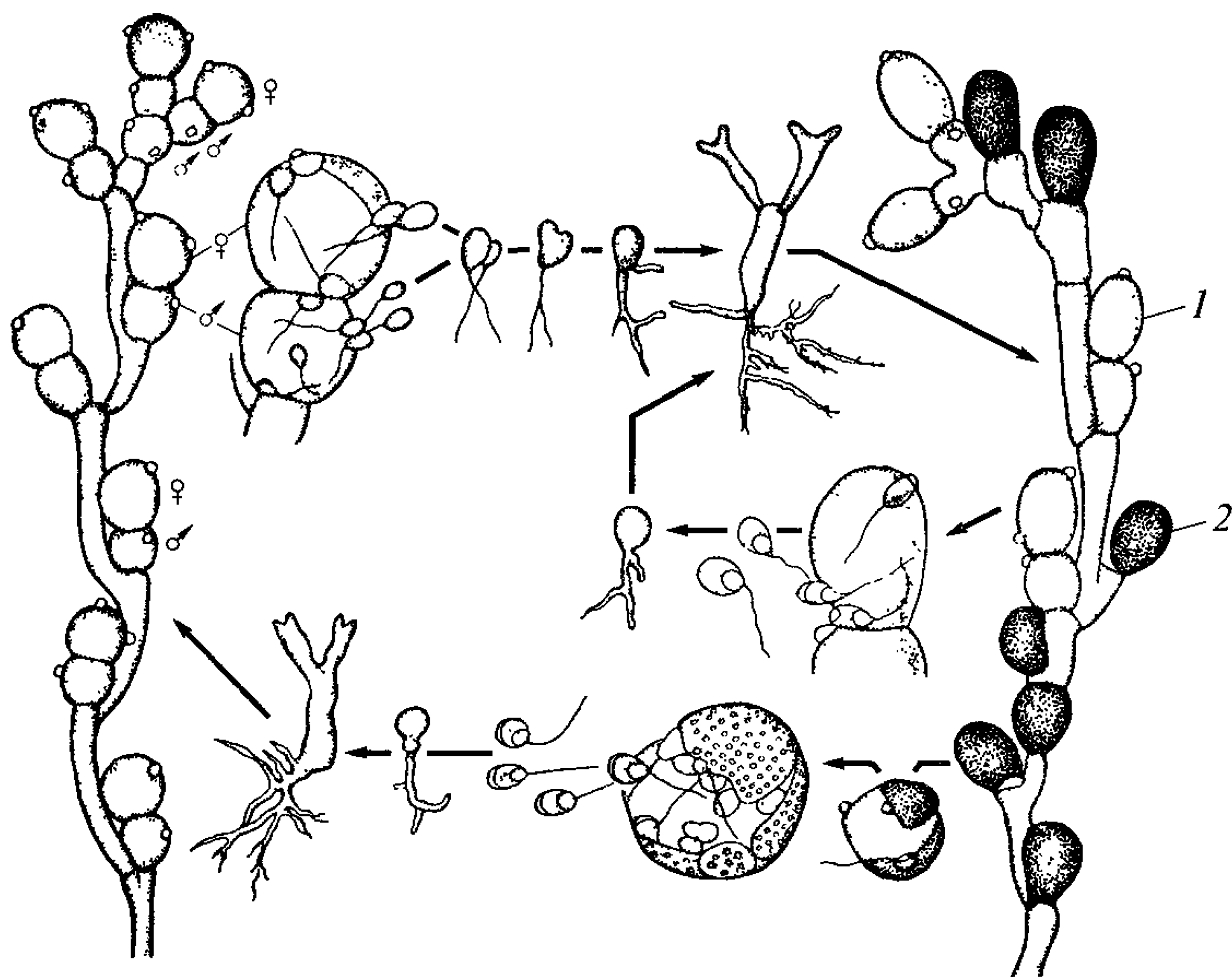


Рис. 95. *Allomyces.*

Схема жизненного цикла: Слева — гаметофит с мужскими (♂) и женскими (♀) гаметангиями; справа — спорофит с зооспорангиями (*1*) и цистами (*2*)

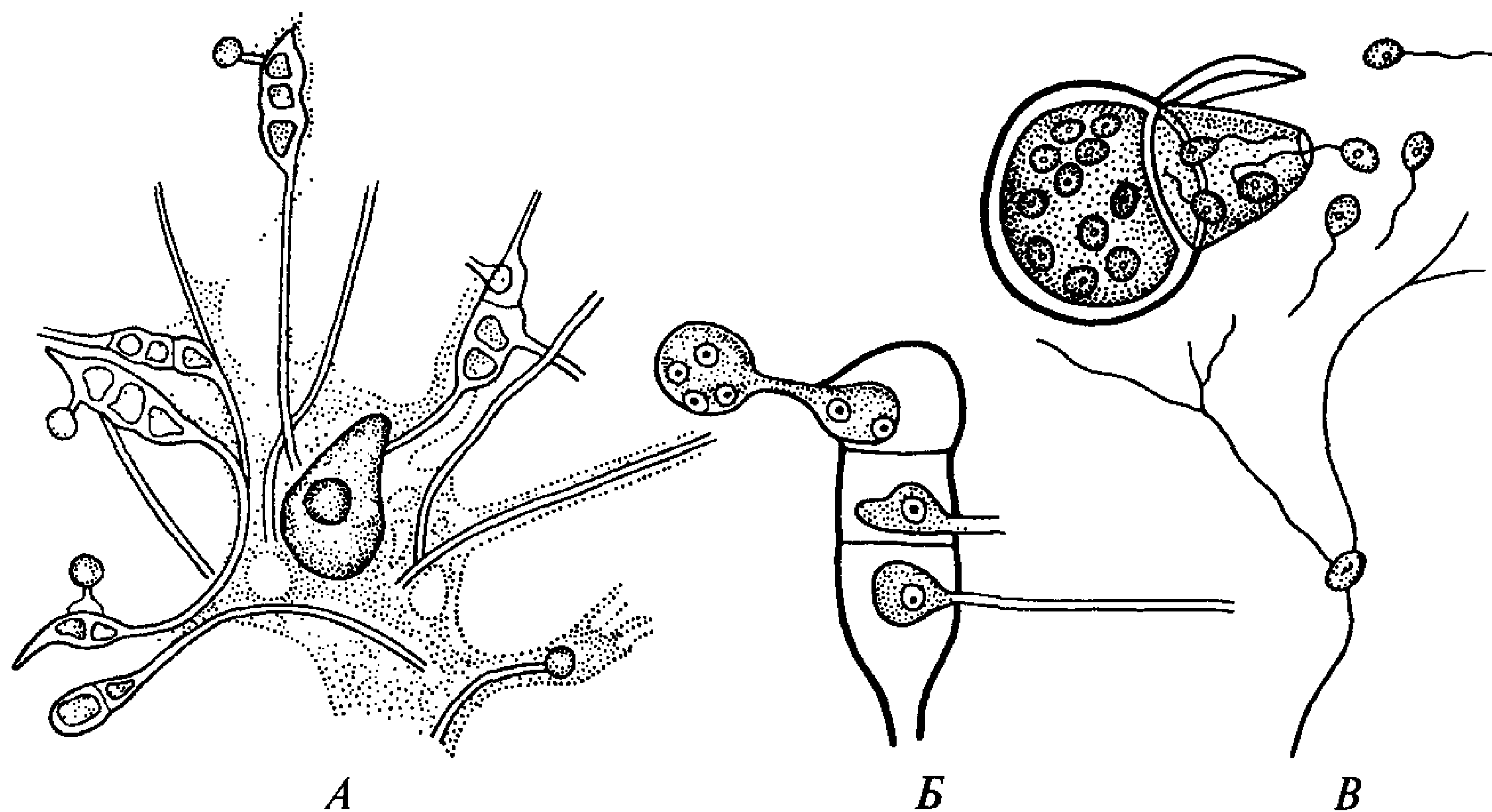


Рис. 96. *Physoderma*:

А — прорастание собирательных клеток внутри клетки растения-хозяина; *Б* — прорастание собирательных клеток: вправо — вегетативно, влево — с образованием цисты; *В* — прорастание цисты

вивающиеся в такой же по облику гаметофит, на котором имеются гаметангии, расположенные цепочками и разные по облику: одни с более крупными (женскими) гаметами, а другие, сидящие рядом с ними, — с гаметами меньшего размера (мужскими). Выйдя из гаметангиев, гаметы копулируют, и зигота без периода покоя сразу же прорастает в новую особь, минуя мейоз. Эта особь развивает только зооспорангии и покоящиеся клетки. Зооспоры, образовавшиеся в зооспорангиях, которые возникают не из покоящихся клеток, похожи на гаметы, но крупнее их и диплоидны. Так могут неограниченно повторяться бесполые диплоидные поколения гриба.

К этому же порядку в последнее время относят и ***род Physoderma*** (рис. 96). Наиболее известный представитель рода — *P. zeae-maydis*, паразитирующий на кукурузе. Он имеет цисты, одетые толстой желтоватой оболочкой. Цисты могут долго храниться в сухом состоянии, не теряя всхожести. При благоприятных условиях они прорастают, увеличиваются в размере, их внешняя оболочка разрывается кольцевой трещиной и отпадает в виде крышечки. Бесцветная внутренняя оболочка растягивается, высовываясь через образовавшееся окошечко. Затем внутреннее содержимое цисты распадается на многочисленные зооспоры, которые и выходят наружу через отверстие на вершине выроста. После периода активного движения зооспоры могут прорастать в эфемерный гаметангий. Гаметы из него, копулируя с гаметами из другого гаметангия (т.е. здесь наблюдается гетероталлизм), прорастают в небольшой мицелий из тончайших нитей.

В естественных условиях такое прорастание происходит в пазухах листьев кукурузы; нити проникают в клетки паренхимы прилежащих частей листа или стебля. Там они активно разрастаются, пронизывая клеточные стенки. В пораженных клетках наблюдается гипертрофия ядер. Вскоре на нитях мицелия появляются собирательные клетки. Они делятся на 3—4 одноядерные клетки, расположенные друг за другом, каждая из которых может прорастать в новую

нить. Некоторые нити растут неограниченно, другие же вскоре образуют на конце вздутие, развивающееся в цисту. Сформированная циста содержит несколько десятков ядер. По мере развития цист нити мицелия резорбируются. После разрушения пораженной отмершей ткани растения-хозяина цисты освобождаются.

Таким образом, здесь можно говорить о гетероморфной смене поколений: зигота, мицелий и циста до прорастания диплоидны, а зооспоры, эфемерный гаметангий и гаметы гаплоидны.

Порядок моноблефаридовые — Monoblepharidales

Вегетативное тело представителей небольшого (всего около 10 видов) порядка моноблефаридовых — многоядерный мицелий без перегородок, состоящий из прикрепляющихся к субстрату ризоидов и свободных длинных, слабо ветвящихся гиф. Интересная особенность — в клеточных стенках нет хитина.

Органы бесполого размножения представлены зооспорангиями, которые развиваются из кончиков гиф, отделяющихся перегородкой.

Наиболее характерные отличительные особенности зооспор — группировка рибосом вокруг центрально расположенного ядра (см. рис. 90, *Г*), многочисленные капельки жира у переднего конца и многочисленные митохондрии у заднего конца. Рибосомы рыхло окружены несколькими тяжами эндоплазматической сети. С одной стороны клетки, ближе к ее заднему концу, находится особая органелла — румпосома (рис. 90, *Г, 10*), предположительно участвующая в работе жгутика.

В теоретическом плане этот порядок интересен тем, что здесь имеется настоящая оогамия (такая же, как у многих водорослей, но отличная от «оогамии» оомицетов). Половые органы — оогонии (где развивается одна или несколько яйцеклеток) и антеридии (где развивается 4—8, иногда больше сперматозоидов). Они располагаются обычно на одной и той же гифе в непосредственной близости друг от друга. Зигота прорастает после периода покоя в новую гифу.

Насколько известно, Monoblepharidales — гаплонты.

Моноблефаридовые являются довольно редко встречающимися (преимущественно весной или поздней осенью) пресноводными сапротрофами на древесных сучьях и других субстратах (например, трупах насекомых). Их можно встретить и в аквариумах.

Никакого экономического значения представители этого порядка не имеют.

У видов ***рода Monoblepharis*** (рис. 97, *А*) при температуре 8—11 °С на концах гиф образуются по одному длинные цилиндрические зооспорангии, отделяющиеся от несущей их гифы перегородкой. Овальные зооспоры располагаются обычно в один ряд и выходят постепенно через отверстие на вершине зооспорангия. Вначале они движутся медленно, амёбообразно и часто надолго задерживаются, прикрепившись жгутиком к краю отверстия спорангия. Затем зооспоры уплывают и, найдя подходящий субстрат, оседают на него, одеваются оболочкой и прорастают сразу с двух концов, образуя соответственно ризоиды и гифы. Новый спорангий чаще всего формируется сбоку (симподиально) от опустевшего, иногда врастает в его оболочку. Таким образом, на одном талломе могут развиваться несколько генераций зооспор.

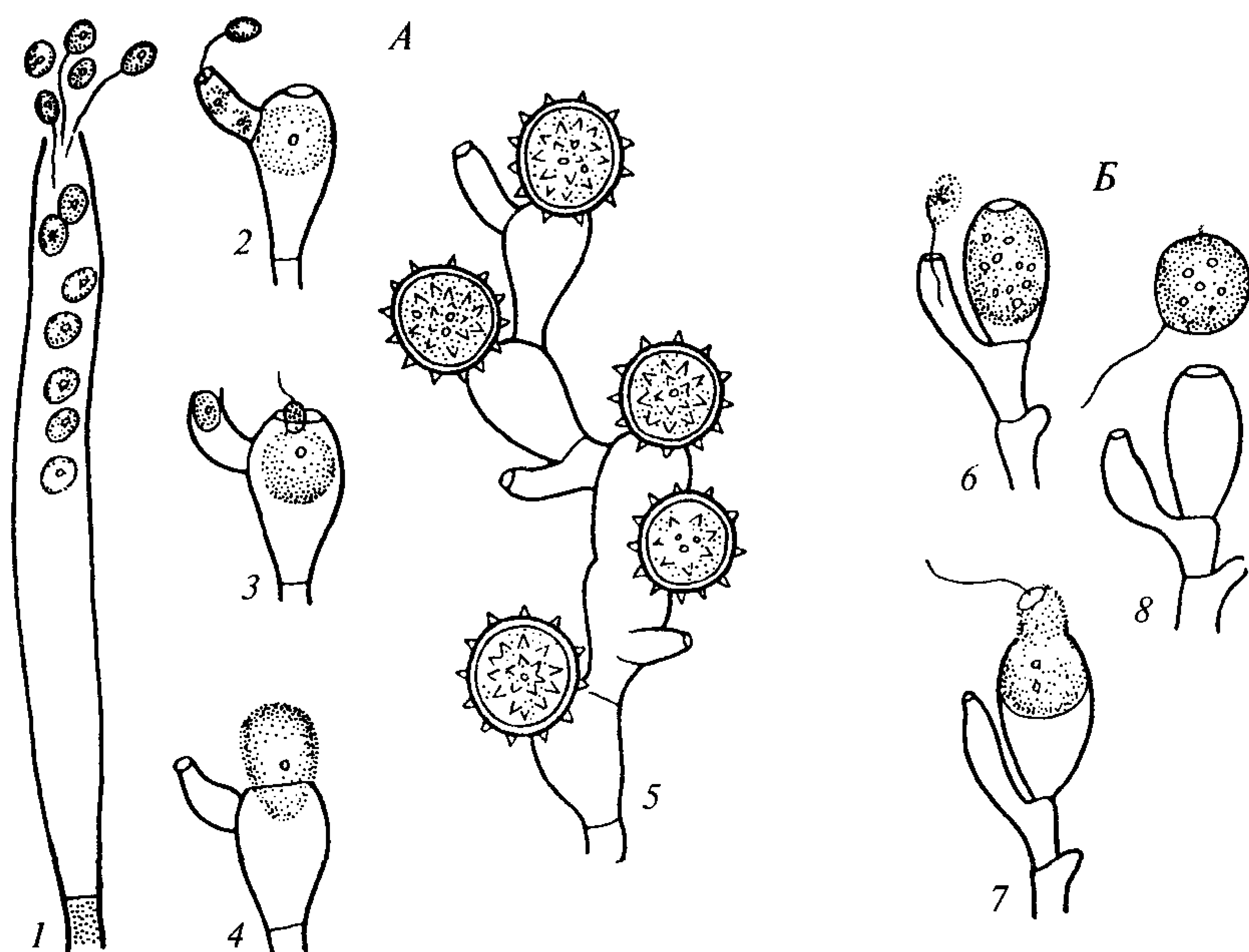


Рис. 97. Monoblepharidales:

А (*1—5*) — *Monoblepharis*; *Б* (*6—8*) — *Monoblepharella taylori*: *1* — зооспорангий *M. macrandra*; *2—5* — оогоний, антеридий и зиготы *M. polymorpha* соответственно; *6* — оогоний; *7* — антеридий; *8* — планозигота

При температуре 20—21 °С на талломе появляются оогонии и антеридии. У одних видов антеридии располагаются под оогониями, у других — над ними. В оогонии формируется одна яйцеклетка, а в антеридии — 4—8 (у некоторых видов больше) сперматозоидов, похожих на зооспоры, но меньшего размера и с еще более резко выраженным амебоидным движением. Они выползают из отверстия антеридия и движутся амёбообразно или подплывают к оогонию, на котором сверху появляется воспринимающий сосочек. Он выделяет вещество, привлекающее сперматозоиды. Один из них внедряется в оогоний и сливается с яйцеклеткой, у многих видов оплодотворенная яйцеклетка выходит из оогония и на его вершине одевается многослойной оболочкой, превращаясь в покоящуюся ооспору (рис. 97). У некоторых видов зигота формирует ооспору внутри оогония. При прорастании после периода покоя оболочка ооспоры раскалывается и появляется мицелий.

Виды ***рода Monoblepharella*** (рис. 97, *Б*), обитающие в почвах тропических стран, содержат в оогонии одну или несколько яйцеклеток. После оплодотворения яйцеклетки выползают из оогония и некоторое время плавают при помощи жгутика сперматозоида. Зиготы могут долго сохранять жизнеспособность в сухом состоянии (приспособление к периоду тропической засухи).

Хитридиомицеты традиционно рассматривали как исходную, базальную группу для всех остальных отделов царства грибов. Такая точка зрения подтверждается и данными геносистематики. Действительно, вполне логично пред-

полагать наличие у более примитивных групп жгутиков, которые в ходе эволюционного развития утрачиваются в связи с переходом к наземному образу жизни. Такая ситуация известна у зеленых растений: жгутики имеются у большинства зеленых водорослей, мхов и сосудистых растений вплоть до гинкго, но не встречаются у хвойных, гнетовых и покрытосеменных.

Данные геносистематики свидетельствуют и в пользу сравнительно давно высказанной идеи о родстве хитридиомицетов (а соответственно и высших грибов) с хоанофлагеллатами («воротничковыми жгутиконосцами»). Предполагается также, что хоанофлагеллаты — одна из древнейших и процветающих ныне групп одноклеточных организмов, широко представленная в самых разных водах, — родственны предкам не только грибов, но и животных.

В то же время имеются концепции, согласно которым хитридиомицеты и остальные отделы царства грибов возникли от общих первично безжгутиковых предков. В пользу отказа от рассмотрения хитридиомицетов как исходной группы говорит, например, более сложное по некоторым параметрам строение их клетки по сравнению с безжгутиковыми грибами. В частности, у последних еще не развилась полностью эндомембранная система клеточных компонентов, ответственных за синтез макромолекул. Так, аппарат Гольджи находится у них в зачаточном состоянии, не в виде диктиосом, как у остальных эукариот (в том числе и хитридиомицетов!), а в виде одиночных цистерн Гольджи, но и они есть не у всех безжгутиковых грибов.

По-видимому, пока нет оснований выводить безжгутиковые формы из современных хитридиомицетов. Те хитридиомицеты, которые дали им начало (если верить наиболее распространенной гипотезе), могли иметь гораздо более примитивное строение клетки, чем ныне живущие.

У всех последующих отделов царства грибов полностью отсутствуют жгутиковые стадии.

Отдел зигомицеты — Zygomycota

Общая характеристика

1. Вегетативное тело — обычно неклеточный многоядерный мицелий — с возрастом может приобретать перегородки; реже с самого начала многоклеточный, причем могут быть септы с центральной долипорой. У многих представителей наблюдается мицелиально-дрожжевой диморфизм: в одних условиях они могут существовать в виде мицелия, а в других — как отдельные почкующиеся клетки.

2. В клеточных стенках содержатся хитин и хитозан (деацетилированный хитин). Они находятся, главным образом, вместе с пектиновыми веществами и изредка вместе с целлюлозой.

3. При бесполом размножении образуются либо спорангии на спорангиеносцах того или иного размера и облика, с многочисленными неподвижными спорами, так называемыми спорангиоспорами, либо спорангии с небольшим числом спор — спорангиоли, либо конидии.

4. Половой процесс — так называемая зигогамия, давшая название отделу. В типичном случае это происходит следующим образом. Концы двух гиф сближаются (чаще это может происходить только между гифами разного знака,

так как большинство зигомицетов гетероталличны), и на каждом конце отделяется по клетке. Лишенные какой-либо дифференциации на гаметы клетки сливаются между собой. Получающаяся зигота имеет характер покоящейся споры (поэтому ее называют еще зигоспорой). Есть данные, что, хотя сливающиеся клетки обычно многоядерны, в половом процессе участвуют только по одному ядру от каждой из них. Зигоспора прорастает в зародышевый спорангий, по строению соответствующий спорангию, развивающемуся при бесполом размножении.

У некоторых видов размер отростков гиф, дающих зигоспору (их называют подвесками, суспензорами или зигофорами), может различаться (своего рода гетерогамия).

5. После оплодотворения от зигофоров могут возникать выросты, образующие сплетения, иногда рыхлые, иногда достаточно плотные, так что получается своего рода плодовое тело.

6. Насколько известно, при прорастании зигоспоры происходит мейоз, поэтому зигомицеты гаплонты.

7. Преимущественно наземные сапротрофы (обитатели почвы, особенно окультуренной, навоза травоядных животных, пищевых продуктов и т.д.), но есть также паразиты на грибах, насекомых и некоторых других животных, изредка водорослях и высших растениях. В последнее время все больше дают о себе знать и паразиты человека.

В отделе можно выделить три класса.

Zygomycetes — наиболее типичные представители отдела.

Glomeromycetes — небольшая, но исключительно важная группа, объединяющая грибы, которые образуют самые распространенные в природе везикулярно-арбускулярные микоризы.

Trichomycetes — группа спорного таксономического положения, явно полифилетическая, представленная обитателями кишечника или хитинового покрова членистоногих. Объем ее авторы определяют по-разному; скорее всего, группа в дальнейшем будет расформирована.

Класс зигомицеты — Zygomycetes

К классу зигомицеты относится подавляющее большинство представителей отдела. Их характеризует практически все, что было сказано об отделе в целом.

В пределах одного порядка этого класса— Mucorales — можно проследить несколько эволюционных линий, каждая из которых ведет от форм с типичными спорангиями к формам с конидиями (некоторые из этих линий признаются не всеми микологами). Объяснить такую эволюционную тенденцию можно следующим образом. В спорангии все споры одновременно проходят все фазы развития и соответственно одновременно созревают. Конидии же развиваются последовательно одна за другой. В наземной среде, которая чаще всего гораздо менее стабильна, чем водная, намного выше вероятность того, что может наступить резкое ухудшение условий существования (резкое изменение температуры, влажности и т.д.). Тогда весь спорангий не сможет развиться и ни одна его спора не выполнит свою функцию. В такой же ситуации хотя бы часть

последовательно развивающихся конидий имеет шанс эту функцию выполнить. Характерно, что наиболее крупные спорангии встречаются у видов *Phycomyces* — типичных копрофилов; известно, что помет животных — очень стабильная среда обитания.

Zygomycetes — главным образом сапротрофы в почве, на растительных остатках, помете животных, пищевых продуктах. Сюда же относится довольно много паразитов насекомых. Есть паразиты на других грибах, причем других зигомицетах, т.е. на своих относительно близких сородичах (здесь мы имеем пример так называемого адельфопаразитизма). При этом представители порядка димаргаритовые (Dimargaritales) — биотрофные паразиты, образующие в гифах грибов-хозяев гаустории. До недавнего времени поражения зигомицетами животных и человека были редки, однако теперь зигомикозы человека все больше дают о себе знать.

Порядок мукоровые — Mucorales

Грибница хорошо развита, в основном неклеточная, лишь иногда в более старых воздушных гифах появляются перегородки. Известны случаи мицелиально-дрожжевого диморфизма. У некоторых представителей мицелий клеточный. Бесполое размножение — спорангиоспорами, развивающимися в спорангиях, приподнятых над субстратом на особых спорангиеносцах (рис. 98). Спорангиеносец очень часто вдается в полость спорангия в виде выступа, называемого колонкой. Размер и форма колонки служат хорошим признаком для различения видов. Споры освобождаются в результате расплывания или разрушения оболочки спорангия, от которой у многих остается только кутинизированная небольшая часть в основании колонки — так называемый воротничок.

Именно здесь наблюдаются постепенные переходы от типичных крупных спорангиев к малоспоровым спорангиям (спорангиолям) и конидиям, о чем уже говорилось выше.

Половой процесс — типичная зигогамия. Образующаяся при половом процессе зигота (зигоспора) может у некоторых представителей обрастать выростами от остальной части мицелия, так что иногда даже формируются своего рода плодовые тела (см. рис. 100, 101, 104). У многих такие выросты не образуются, и зигоспора остается голой.

У некоторых мукоровых наряду с нормальными зигоспорами образуются азиготы из одной только клетки, причем есть такие виды (например, *Mucor tenuis*), у которых встречаются только азиготы.

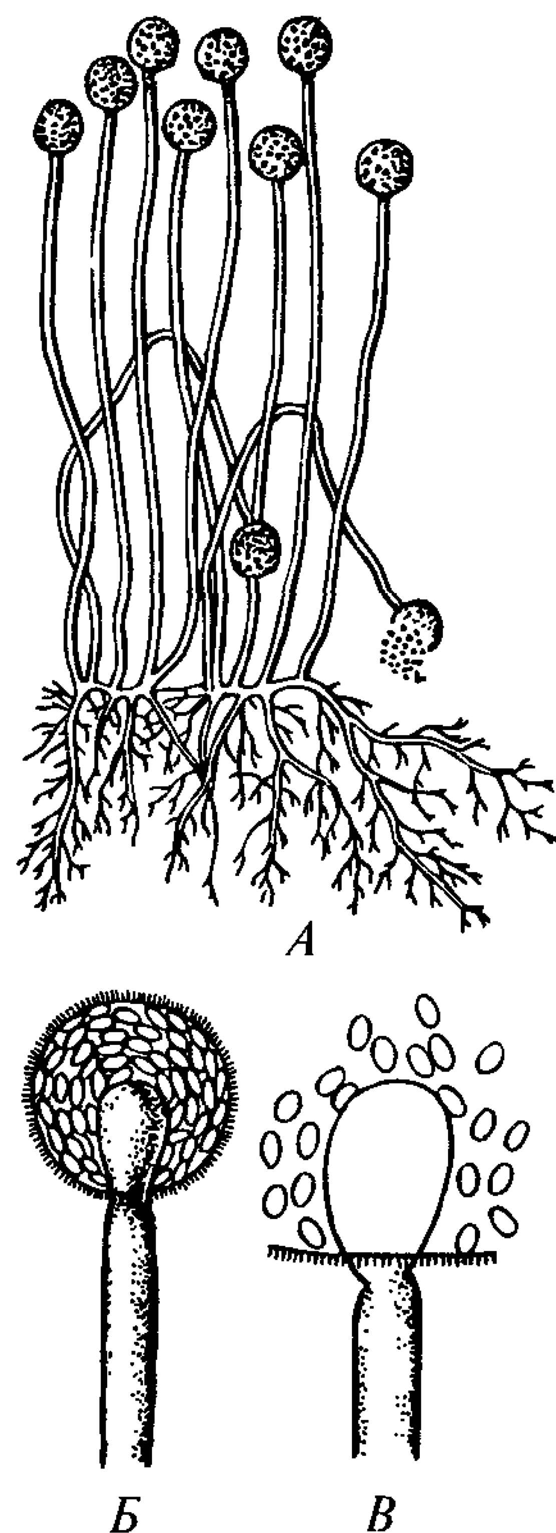


Рис. 98. *Mucor*:

А — мицелий и спорангиеносцы со спорангиями на нем; *Б* — спорангий со спорами; *В* — колонка и споры

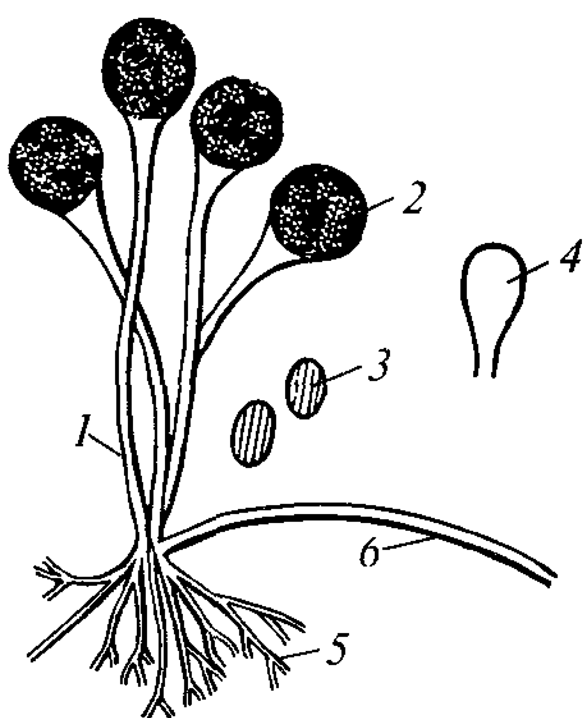


Рис. 99. *Rhizopus*:

1 — спорангиеносец; *2* — спорангий; *3* — споры; *4* — колонка; *5* — ризоиды; *6* — столон

Большинство представителей — широко распространенные сапротрофы, в особенности почвенные, немногие паразиты на других мукоровых, растениях и животных; известны поражения человека.

Представителями порядка с типичными многоспоровыми спорангиями могут служить виды обширного (около 150 видов) ***рода Mucor*** (см. рис. 98). Спорангиеносцы у них простые или ветвящиеся. Спорангии более или менее шаровидные. Зиготы голые.

Род Rhizopus (рис. 99) характерен тем, что у него образуются воздушные *столоны*. На них на месте соприкосновения с субстратом образуются пучки ризоидов и группы спорангиеносцев (как «усы» земляники, на которых образуются новые кустики). Спорангии шаровидные, с крупной, тоже шаровидной колонкой, так что на срезе полость спорангия выглядит как узкий полумесяц. При созревании оболочка спорангия разрушается, а колонка сминается, отгибаясь назад, так что получается некое подобие зонтика. *R. nigricans* — весьма обычная плесень, особенно в лабораториях; гриб этот может также поражать плоды, например цитрусовых.

У видов ***рода Absidia*** (рис. 100) такие же столоны, как и у видов *Rhizopus*, но спорангиеносцы образуются посередине дуги, образуемой столоном. Спорангии грушевидные. У некоторых видов этого рода намечается гетерогамия: размер концов гиф при зигогамии неодинаков. Например, у *A. glauca* гаметангии одинаковые и оба суспензора несут придатки (рис. 100, *А*), а у *A. spinosa* один суспензор больше и только он несет придатки (рис. 100, *Б*). Среди видов этого рода есть паразитические формы. Так, *A. corymbifera* — возбудитель бронхомикозов у человека. Иногда гриб поражает и нервную систему, нередко с летальным исходом. *A. septata* вызывает легочные микозы у людей, а иногда поселяется в наружном слуховом проходе.

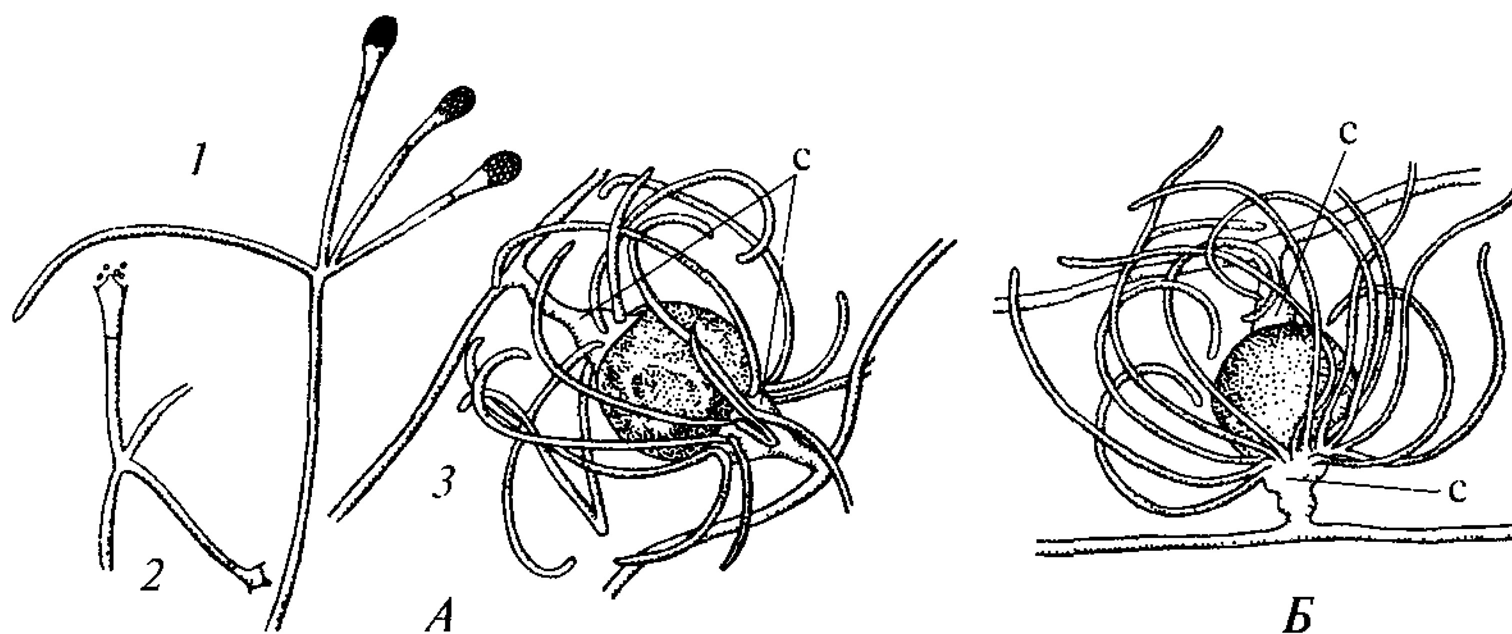


Рис. 100. *Absidia*:

А — *A. glauca*: *1* — столон с пучком спорангиеносцев со спорангиями, *2* — колонка и воротничок, *3* — зигота с суспензорами (с) и придатками; *Б* — *A. spinosa*: зигота с суспензорами (с) и придатками

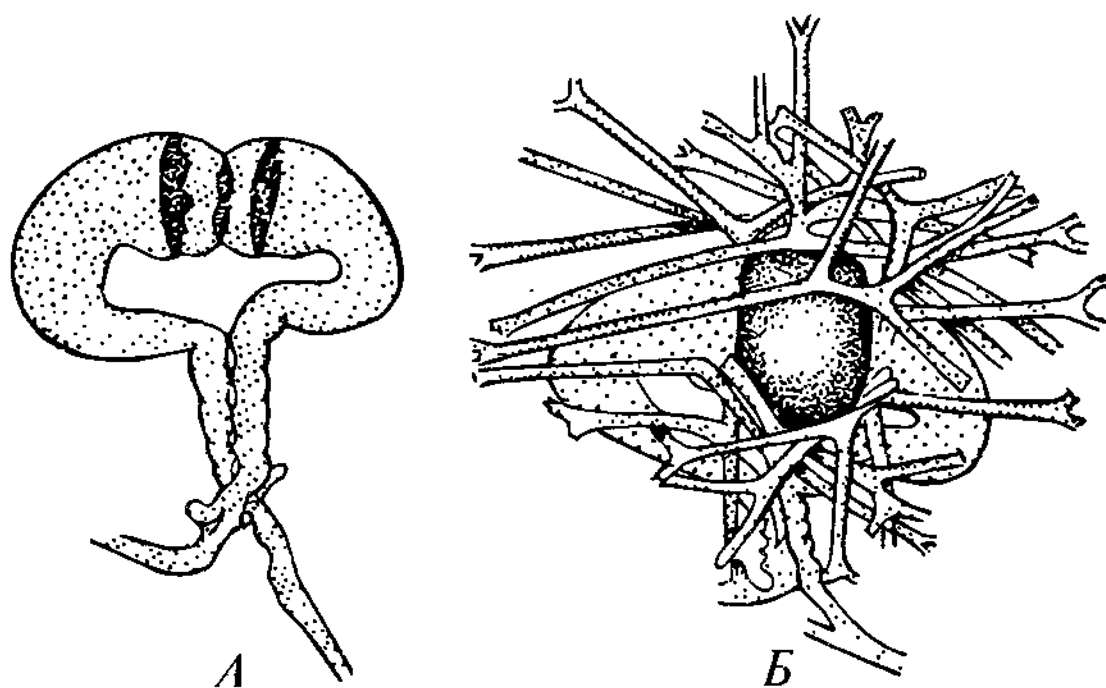


Рис. 101. *Phycomyces*:
А — начальная стадия образования зиготы; *Б* — зрелая зигота

У видов ***рода Phycomyces***, развивающихся на помете животных, спорангии и спорангиеносцы имеют план строения, похожий на таковой у видов *Mucor*, только спороносные структуры у них гораздо крупнее. Так, здесь на очень длинных (до 20 см и более) спорангиеносцах развиваются спорангии, содержащие по 70—80 тыс. спор. Образующиеся зигоспоры обрастают выростами от примыкающих к ним частей мицелия (рис. 101). Из этого рода наиболее известен вид *Phycomyces blakesleeanus*, широко использующийся для генетических исследований. Виды этого рода используются и для физиологических, биохимических и других экспериментов.

Интересны виды ***рода Pilobolus***, развивающиеся на помете скота. Крупные, хорошо заметные невооруженным глазом, спорангиеносцы у них растут вверх от вздутой клетки — трофоцисты. Они неветвящиеся, толстые, вздутые в верхней части, а в нижней части обычно отделенные перегородкой от гифы мицелия (рис. 102). В этих спорангиеносцах развивается значительное тургорное давление. Оно разрывает оболочку спорангия (кольцевой разрыв) и отбрасывает его на значительное расстояние — до 1,8 м в высоту и до 3,5 м в длину. Там небольшой черный спорангий, имеющий в основании слизистое кольцо, должен «приклеиться» к траве или низко расположенным листьям деревьев или кустарников. Необходимо, чтобы лист, на который попал спорангий, был съеден животным; при прохождении через его пищеварительную систему споры не погибают — наоборот, это необходимо для развития гриба. В основании вздутия находится светочувствительное каротиноидное кольцо. Световые лучи направляются через вздутие, как через линзу, на противоположную источнику света сторону узкой части спорангиенос-

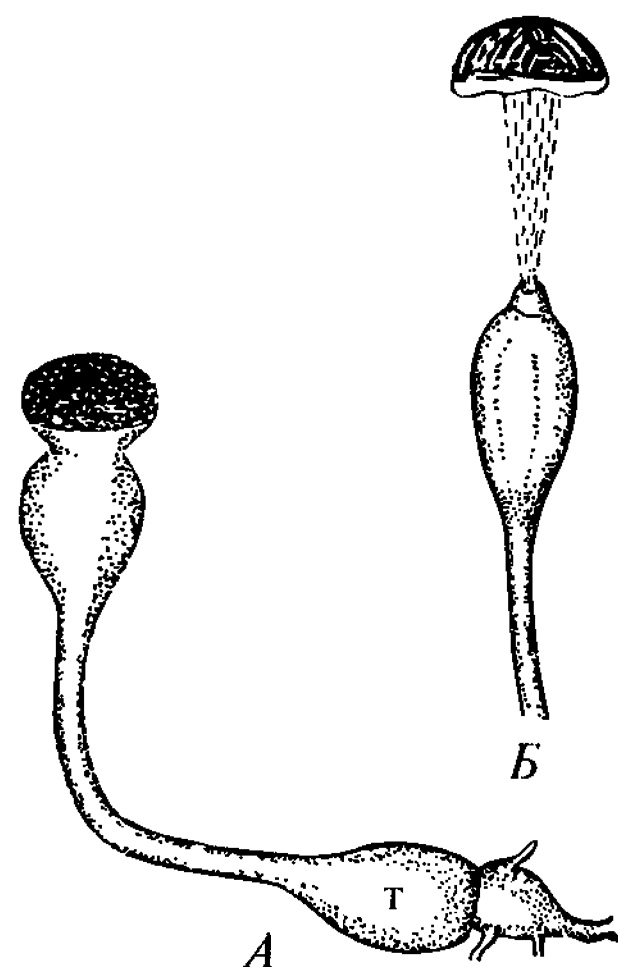


Рис. 102. *Pilobolus*:
А — зрелый спорангиеносец (т — трофоциста); *Б* — «выстрел»

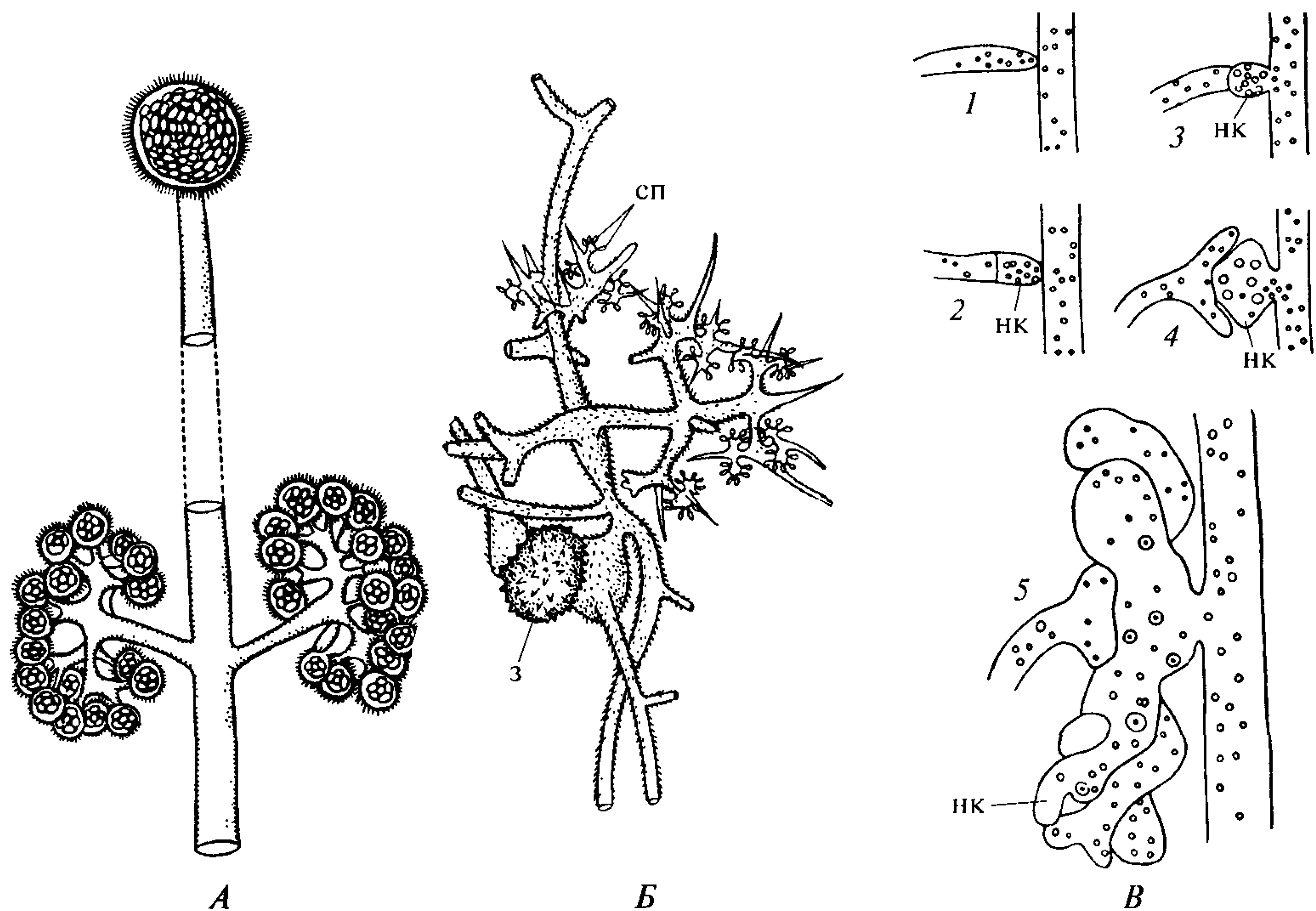


Рис. 103. *Thamnidium* (*А*) и *Chaetocladium* (*Б*, *В*):
А — спорангиеносец со спорангием и спорангиолями; *Б* — спорангиеносец с зиготой (з) и спорангиолями (сп); *В* — стадии (*1*—*5*) образования насасывающей клетки (нк)

ца, вызывая ее разрастание, так что спорангиеносец изгибается в сторону света, т.е. в сторону пустого пространства.

Интересно, что *Pilobolus* служит переносчиком нематоды *Dictyocaulus vivipores* — опасного паразита скота, обитающего в дыхательных путях и вызывающего гибель животных. Личинки этого круглого червя вползают по спорангиеносцу, добираются до спорангия и отбрасываются вместе с ним, не теряя при полете жизнеспособности.

Как пример одного из путей перехода от спорангиев к спорангиолям и односпоровым спорангиям («конидиям») иногда приводят ***роды Thamnidium*** и ***Chaetocladium***. У видов первого рода, часто встречающихся на конском навозе, на конце очень длинного спорангиеносца находится крупный многоспоровый спорангий с колонкой. От спорангиеносца отходят обильно разветвленные выросты, имеющие на конце каждой веточки по одной спорангиоли, содержащей мало (4—10) спор и не имеющей колонки (рис. 103, *А*). Число спор в таких спорангиолях может уменьшиться до одной.

У видов рода *Chaetocladium*, нередко паразитирующих на других мукоровых грибах, имеются только односпоровые спорангиоли (рис. 103, *Б*). Интересны детали паразитизма этих грибов. Уже на некотором расстоянии от гифы паразита гифа хозяина начинает расти по направлению к ней и ветвиться, особенно если мицелий хозяина имеет противоположный по полу знак. После соприкосновения с гифой хозяина кончик гифы паразита отделяется перегородкой, а перегородка между гифой хозяина и отделившейся клеткой парази-

та исчезает. Содержимое гифы хозяина (цитоплазма, ядра и т.д.) переходит в разрастающуюся клетку паразита — формируется так называемая насасывающая клетка (рис. 103, *В*).

У видов рода ***Mortierella*** сравнительно небольшие, но многоспоровые спорангии не имеют колонки (рис. 104, *А*). У некоторых из них число спор может сокращаться до двух или даже одной, т.е. фактически получаются «конидии». Зигота окружена оберткой из гиф, образуя зачаточное плодовое тело (рис. 104, *Б*). Самые внешние части обертки обычно буреют и кутинизируются. Виды *Mortierella* — большей частью сапротрофы, иногда полупаразиты на других грибах, особенно мукоровых.

Очень распространенный в почвах вид *М. ramanniana* (некоторые авторы относят этот вид к роду *Mucor* или выделяют в отдельный род *Micromucor*) — типичный «спутник» еловых лесов.

Единственный вид ***рода Blakeslea*** — эндемик Северной Америки *В. trispora* — образует типичные спорангии с колонкой и трехспоровые спорангиоли на общем вздутии, содержащие каждая по три споры.

Близкий к предыдущему ***род Choanephora*** характеризуется образованием многоспоровых спорангиев с колонкой, а также односпоровых спорангиолей (конидий), собранных в колонки на конечных вздутиях спорангиеносцев. Тип спороношения здесь сильно зависит от влажности воздуха: при низкой влажности образуются спорангиоли, при высокой — спорангии.

Установлено, что при определенных условиях и у *В. trispora* образуются не трехспоровые, а односпоровые спорангиоли, на основании чего роды *Blakeslea* и *Choanephora* объединяются (с сохранением последнего названия).

Виды ***рода Cunninghamella*** образуют только конидии (односпоровые спорангиоли) на шаровидно вздутых концах конидиеносцев. Оболочка спорангиоли тонкая, шиповатая, а оболочка собственно споры толстая, полосатая. Виды этого рода довольно часто встречаются на помете животных и в почве; некоторые из них — возбудители микозов человека.

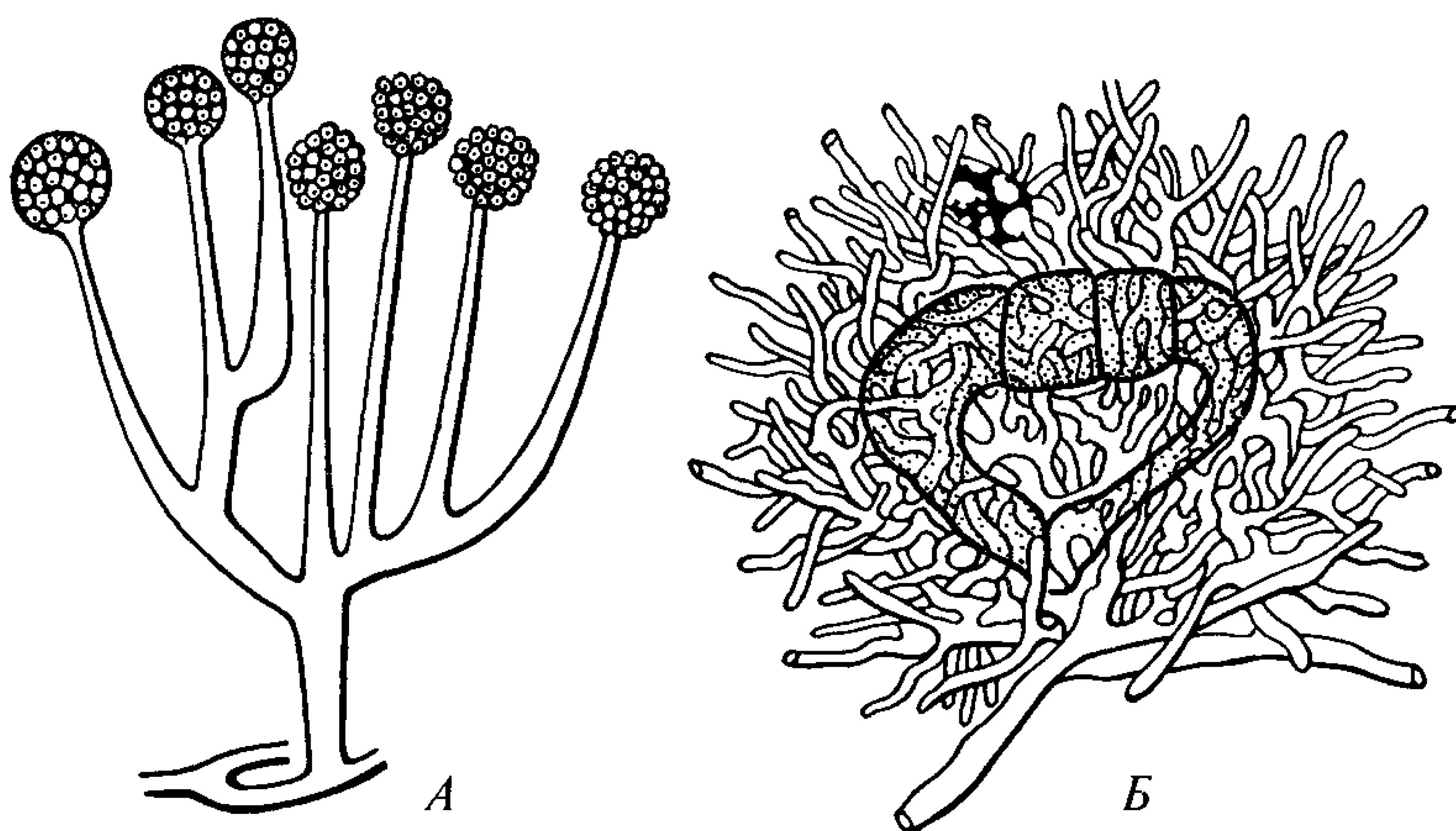


Рис. 104. *Mortierella*:

А — спорангиеносец со спорангиями; *Б* — зигота с окружающими ее гифами (плодовое тело)

Порядок димаргаритовые — Dimargaritales

Этот небольшой порядок отличается тем, что гифы здесь регулярно септированные, причем возле пор в перегородках имеются двояковыпуклые крестообразные пробки с выростами, растворимые в щелочах. При бесполом размножении у всех представителей порядка образуются двуспоровые мероспорангии (рис. 105). Несущие их спорангиеносцы могут быть разного строения (и соответственно разной степени сложности): они могут быть расширены на концах или представлять собой простые или разветвленные выросты, часто образующие плотные клубки. При половом процессе образуются толстостенные зигоспоры внутри тонкостенных бесцветных зигоспорангиев.

Все димаргаритовые — гаусториальные микопаразиты, обычно на видах Mucorales.

Порядок кикселловые — Kickxellales

Кикселловые отличаются тем, что все они образуют односпоровые спорангии, обычно от структур, называемых псевдофиалидами, которые в свою очередь располагаются на специальных фертильных ответвлениях мицелия — спорокладиях (рис. 106). Зигоспоры сходны по своим особенностям с зигоспорами в предыдущем порядке.

Мицелий хорошо развитый, септированный. Как и у видов предыдущего порядка, он имеет поперечные перегородки с порами и септальными пробками. Интересно, что септальный аппарат сходен с таковым у некоторых трихомицетов (см. ниже).

Большинство видов — сапротрофы на почве или помете животных, хотя виды рода *Martensella* паразитируют на других грибах.

Порядок эндогоновые — Endogonales

Для порядка эндогоновых, к которому относится всего два рода — ***Endogone*** и ***Sclerogone***, характерны прежде всего подземные плодовые тела — *спорокарпы*, представляющие собой округлые тельца желтоватого цвета величиной от нескольких миллиметров до 2—3 см (рис. 107, *А*). Они образованы сплетающимися между собой гифами мицелия. Внутри спорокарпы содержат зиготы (рис. 107, *З*), образующиеся в результате слияния двух одноядерных или многоядерных

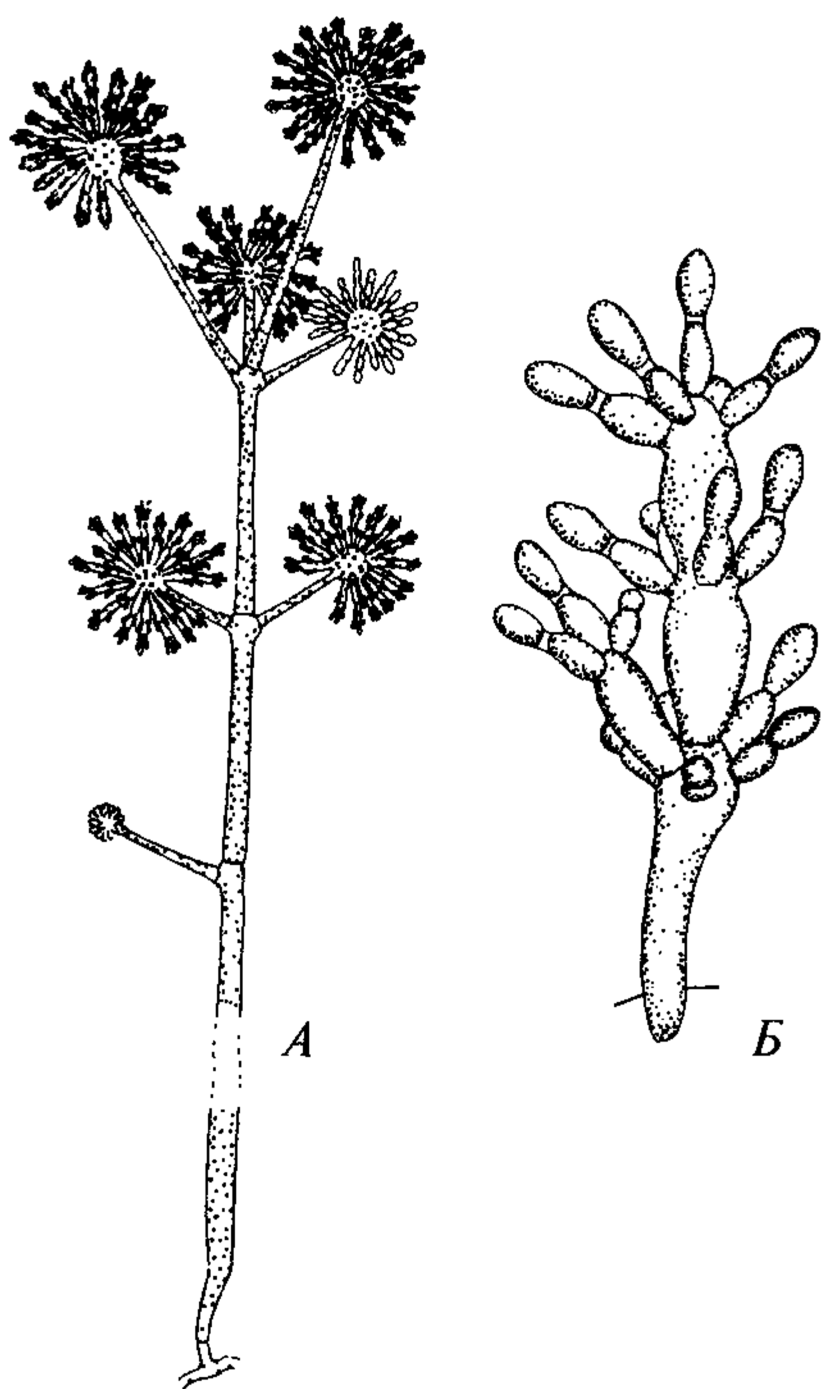
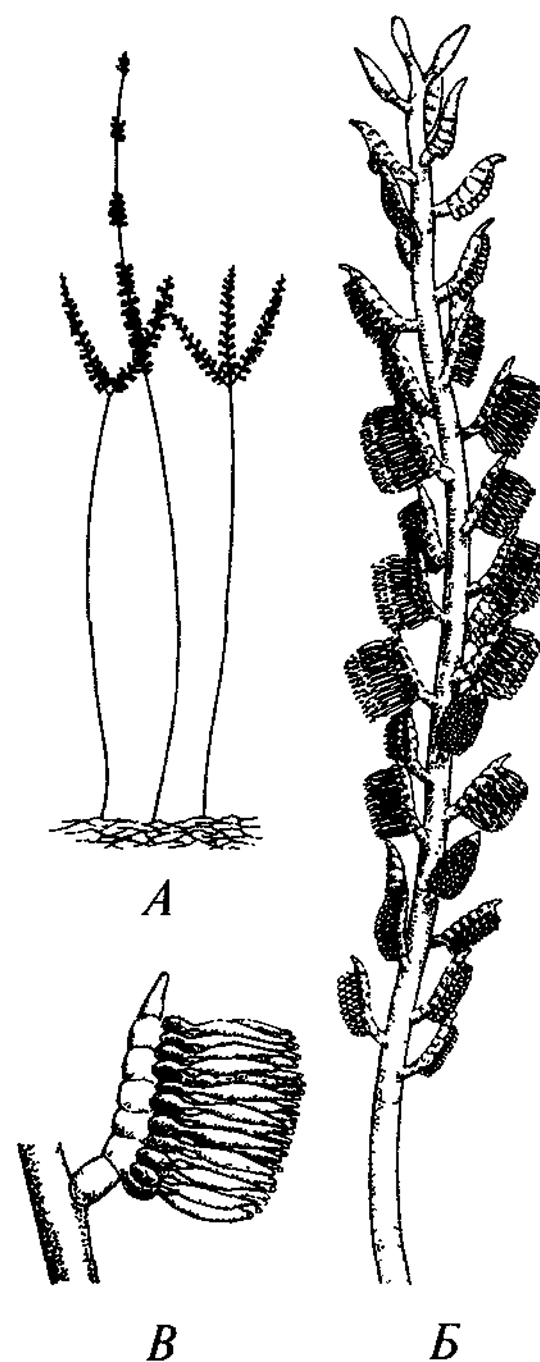


Рис. 105. *Dimargaris*:

А — внешний вид спороношения; *Б* — двуспоровые мероспорангии (C.J.Alexopoulos et al., 1996)

Рис. 106. *Coemansia*:

А — внешний вид спороношения при малом увеличении; *Б* — верхняя часть спорангиеносца с многочисленными спорокладиями; *В* — мероспорангии на спорокладии при большом увеличении (C.J.Alexopoulos et al., 1996)



клеток, отделившихся перегородками от гиф мицелия. Есть гомо- и гетероталличные виды. У представителей рода *Endogone* спорокарпы могут иметь отчетливый запах лука, жженого сахара или рыбы. Бесполое спороношение неизвестно.

Виды обоих родов встречаются в почве, на гнилой древесине, сфагнуме и другом растительном материале как сапротрофы или образуют эктомикоризу. Есть и паразитические виды (например, на рыбах). Большинство из них спорулирует только в природе. Распространению спор способствуют животные, обитающие в почве.

Наиболее распространенный вид — *Endogone lactiflua*. На разрезе незрелого спорокарпа этого гриба выступает бледно-розовая жидкость («млечный сок»; видовое

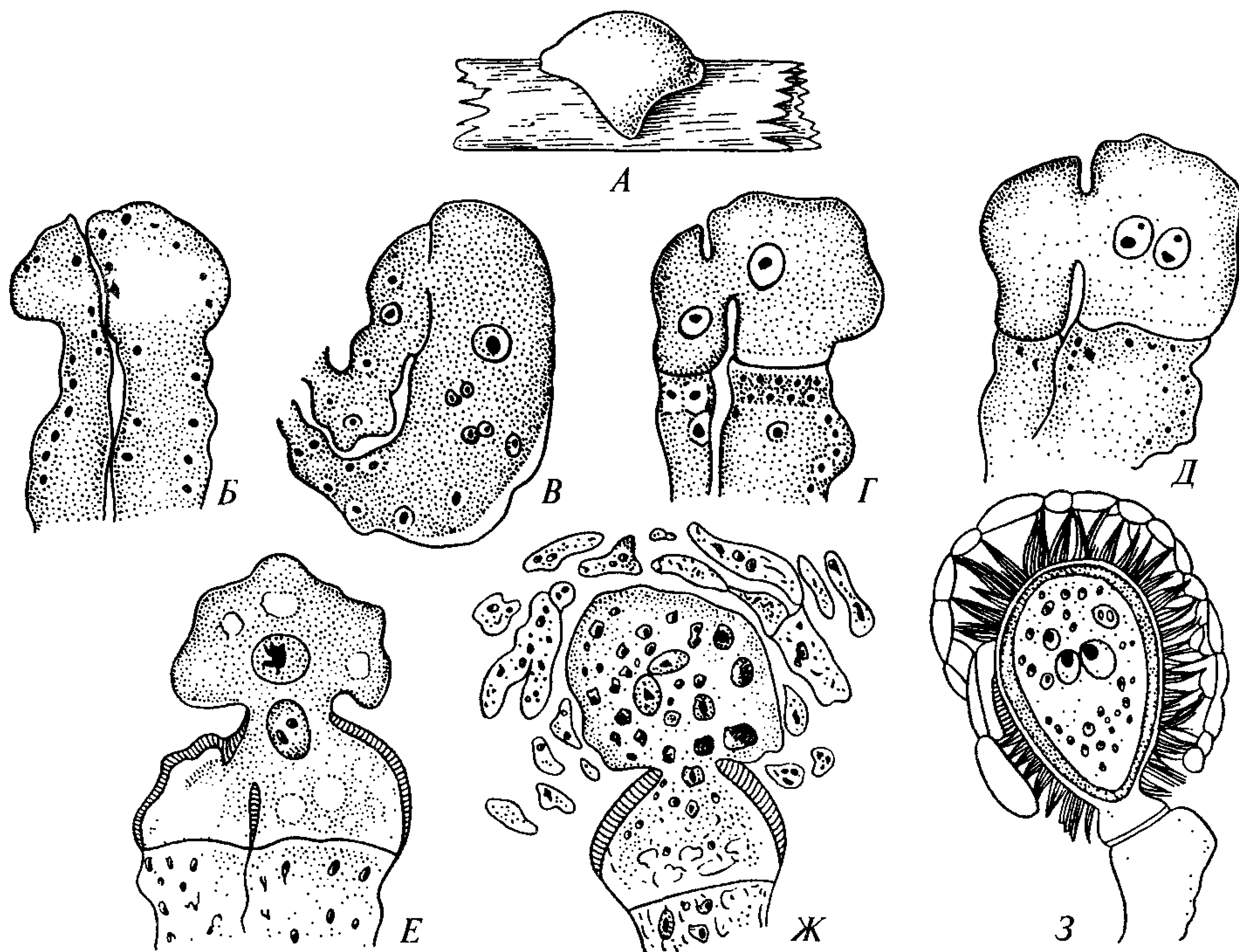


Рис. 107. *Endogone*:

А — плодовое тело; *Б*—*З* — половой процесс и образование зиготы

название «lactiflua» переводится как «истекающая молоком»). При половом процессе две расположенные рядом гифы разной толщины отделяют конечные клетки (рис. 107, *Г*), в которых остается по одному ядру. Ядро из меньшей клетки переходит в бóльшую (рис. 107, *Д*), а затем оба ядра вместе с цитоплазмой переходят в вырост, образующийся из большей клетки (рис. 107, *Е*). Из выроста образуется зигота, покрывающаяся несколькими оболочками (рис. 107, *З*).

Раньше к этому порядку относили и грибы везикулярно-арбускулярной микоризы (см. класс Glomeromycetes).

Порядок энтомофторовые — Entomophthorales

Грибница у энтомофторовых развита довольно слабо. В начале она одноклеточная (ценоцитная), но вскоре делается многоклеточной или распадается на отдельные клетки. Бесполое размножение осуществляется только конидиями.

Половой процесс — зигогамия, но довольно часто образуются азиготы. Соответственно покоящиеся споры могут быть двух типов: зигоспоры и азигоспоры.

Относящиеся к порядку виды — преимущественно паразиты насекомых, некоторые — кишечные паразиты позвоночных, есть паразиты водорослей и высших растений.

Представители порядка (около 200 видов), несмотря на различный образ жизни, эволюционно довольно близки между собой.

Наиболее хорошо изучен вид *Entomophthora muscae* (рис. 108), вызывающий гибель комнатных мух в конце лета и осенью (так называемую «осеннюю болезнь мух»). Попав на муху, конидия гриба образует ростковую трубку, которая внедряется внутрь насекомого и развивается там, прежде всего в жировом теле. Затем мицелий распадается на отдельные клетки, которые разносятся по всему телу мухи, вызывая ее гибель. На мертвых мухах в области брюшка образуется белый налет, представляющий собой неразветвленные, булавовидно вздутые на вершине конидиеносцы, высовывающиеся наружу через дыхательные отверстия и более тонкие места хитинового покрова. На них образуются шаровидные многоядерные конидии, каждая из которых окружена слизистой массой (можно предполагать, что она возникла из оболочки многоклеточной спорангиоли). При созревании они отстреливаются: конидиеносец лопается так же, как спорангиеносец пилоболуса, отбрасывая конидию на расстояние 1—1,5 см. В результате разрыва тысяч конидиеносцев мертвая муха оказывается окруженной белым кольцом выброшенных спор — до 4—5 см в диаметре. Если конидия не приклеивается к мухе, а приклеивается к какому-либо другому субстрату, то вскоре прорастает конидиеносцем с конидией (так называемой вторич-

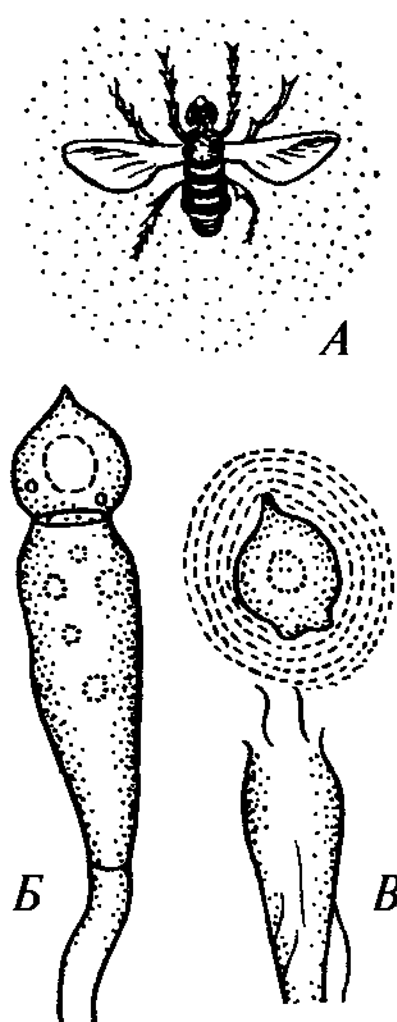


Рис. 108. *Entomophthora muscae*:

А — муха с порошком конидий вокруг; *Б* — конидиеносец с конидией; *В* – отстреливание конидии

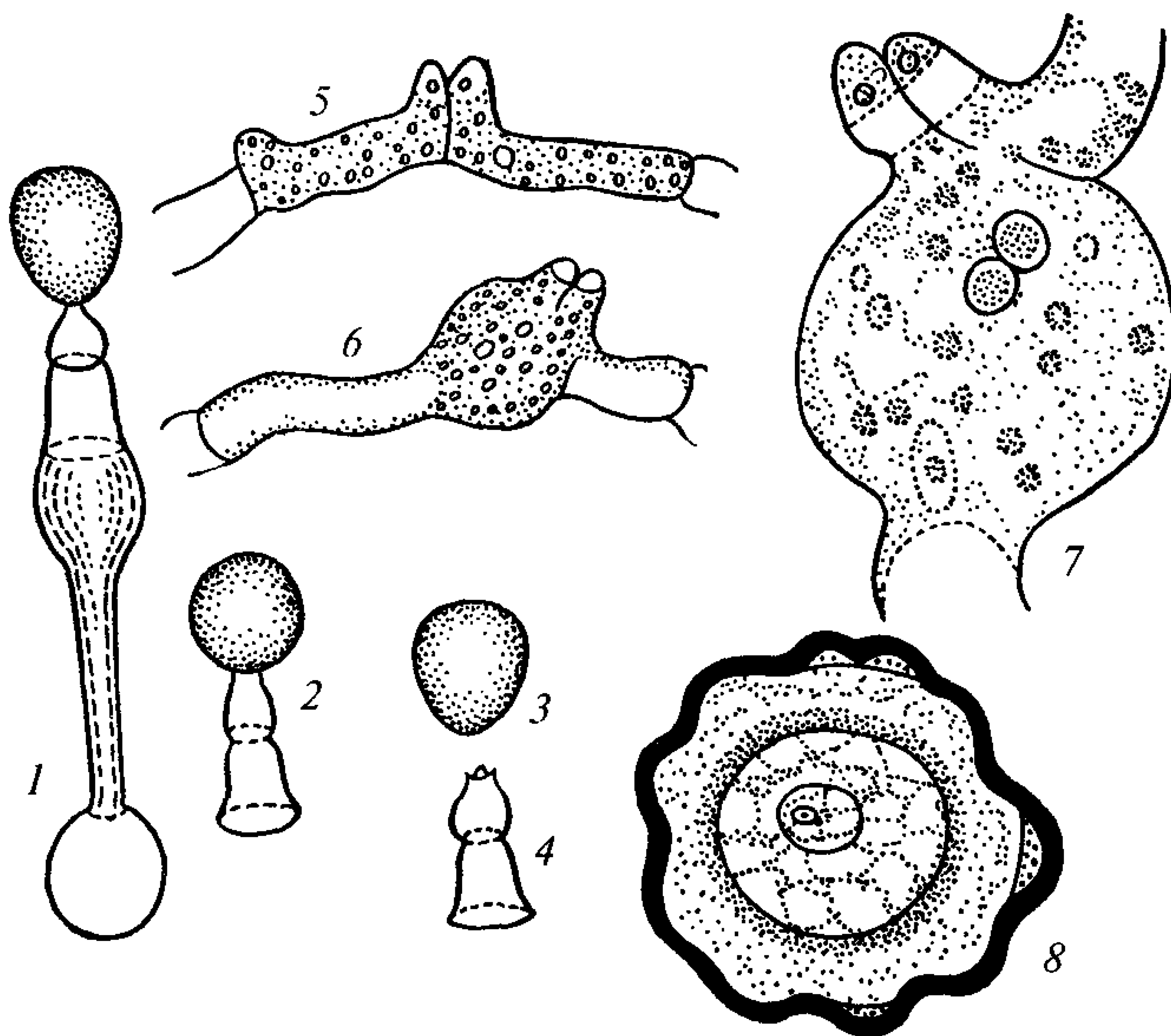


Рис. 109. *Basidiobolus ranarum*:

1 — конидиеносец с конидией, общий вид; *2* — верхушка конидиеносца, отделившаяся с конидией; *3* — конидия; *4* — верхушка конидиеносца; *5—8* — стадии полового процесса и образовавшаяся зигота (*8*)

ной конидией). Такой процесс может повторяться несколько раз.

У некоторых видов, например *Neozygites fresenii*, паразитирующего на тлях, образуются настоящие зигоспоры в результате копуляции двух клеток, на которые распадается мицелий в теле насекомого. Зигоспора образуется здесь как боковой вырост копуляционного канала между двумя клетками.

В ***роде Basidiobolus***, выделяемом в отдельное семейство, очень интересен вид *B. ranarum* (рис. 109). Он часто встречается на экскрементах лягушек и ящериц. Его мицелий не только септированный, но и состоит из строго одноядерных клеток. Он пронизывает субстрат, над которым развивается конидиальное спороношение. Внешне конидиеносцы и конидии гриба напоминают маленькие спорангиеносцы и спорангии пилоболуса. Конидиеносец может вырастать не только из мицелия, но и прямо из выброшенной конидии. Он состоит из прямой ножки и вздутия, верхняя часть которого вдается в конидию наподобие маленькой колонки. Как и в случае спорангиеносца пилоболуса, в конидиеносце базидиоболуса развивается очень высокое тургорное давление, и он разрывается у основания вздутия. Растянутая эластичная оболочка верхней части вздутия сокращается, выпрыскивая назад струю содержимого, и отбрасывается, унося с собой конидию. Конидия пролетает 1—2 см, но оторвавшаяся вместе с ней часть конидиеносца («ракета-носитель») пролетает обычно не более 0,5 см и отделяется.

Этот вид, как и другие виды рода, может быть причиной серьезных заболеваний человека. Так, в Африке встречается гранулематоз — вызываемое им заболевание подкожной клетчатки.

Некоторые энтомофторовые грибы могут служить эффективным средством биологической борьбы с вредными насекомыми.

Порядок зоопаговые — Zoopagales

Зоопаговые — облигатные хищники на амёбах, нематодах, личинках насекомых и других мелких животных, чаще всего простейших. Могут быть также гаусториальные паразиты на грибах.

Мицелий очень тонкий, многоядерный, сначала без перегородок, затем у большинства многоклеточный. Реже вегетативное тело имеет вид подушек, располагающихся внутри хозяина. Поверхность гиф клейкая, что способствует улавливанию животных-хозяев, после чего гриб проникает в тело жертвы либо непосредственно мицелием, либо гаусториями.

Бесполое размножение — конидиями, образующимися сбоку на гифе или на ее вершине, в последнем случае — часто в очень длинных цепочках (рис. 110, *А*). Конидии, в отличие от конидий энтомофторовых, активно не отбрасываются. Половое размножение — типичная зигогамия.

На амёбах известны, например, виды ***родов Zoopage*** и ***Endocochleus*** (рис. 110, *Б*). Наиболее распространенные и известные виды ***рода Stylopage*** — *S. grandis* (рис. 110, *В*) и *S. hadra* — питаются нематодами.

К этому же порядку некоторые авторы относят и семейство пиптоцефалисовые (Piptocephalidaceae), все представители которого — облигатные гаусториальные микопаразиты, главным образом, на мукоровых (другие авторы относят эти грибы к Mucorales). При бесполом размножении на многократно дихотомически разветвленных спорангиеносцах развиваются пучками мероспорангии — небольшие малоспоровые спорангии, содержащие несколько спор, которые расположены в один ряд (реже спора только одна) (рис. 110, *В*). При созревании мероспорангии распадаются на односпоровые фрагменты.

Класс трихомицеты — Trichomycetes

Трихомицеты — фактически формальный таксон, объединяющий грибы с неизвестными филогенетическими связями, в основном по эколого-трофическим признакам. Возможно, они даже не относятся к настоящим грибам. Все представители класса (сюда относят обычно 4 порядка примерно со 100 видами) облигатно связаны с живыми членистоногими: насекомыми, многоножками и ракообразными. Многие виды живут внутри кишечника своих хозяев, а некоторые обитают на внешней поверхности членистоногих. Характер взаимоотношений этих грибов с хозяевами не совсем ясен — возможно, это комменсализм.

Вегетативное тело представлено длинными тонкими нитями с клеточной стенкой, состоящей из полигалактозамина и галактана, у большинства неветвящимися; нити могут быть без перегородок или с перфорированными септами. У многих они прикрепляются к субстрату особой клеткой (рис. 111, *А*).

Бесполые спороношения (анаморфы) разнообразны. Так, здесь встречаются, например, односпоровые спорангиоли (рис. 111, *Б*). Часто они бывают с придатками, и тогда их называют трихоспорами (рис. 111, *В*). Придатки сначала закрученные, а при созревании и отделении распрямляются и служат, по-видимому, для закрепления на соответствующем животном. Такие спорангио-

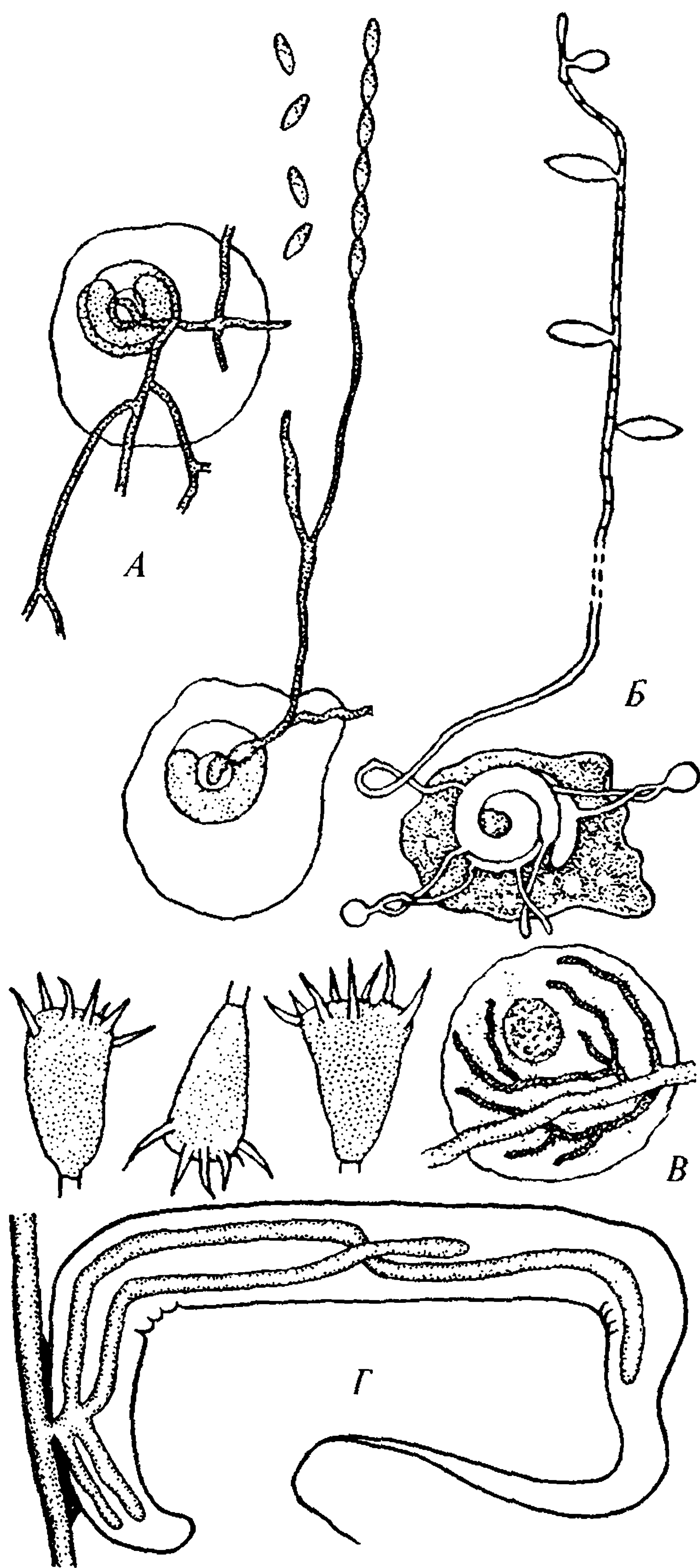


Рис. 110. Порядок Zoopagales:

А — *Cochlonema*; *Б* — *Endocochleus*; *В* — *Acaulopage*, талломы в амебах и конидии; *Г* — *Stylopage*, нити, внедрившиеся в нематоду

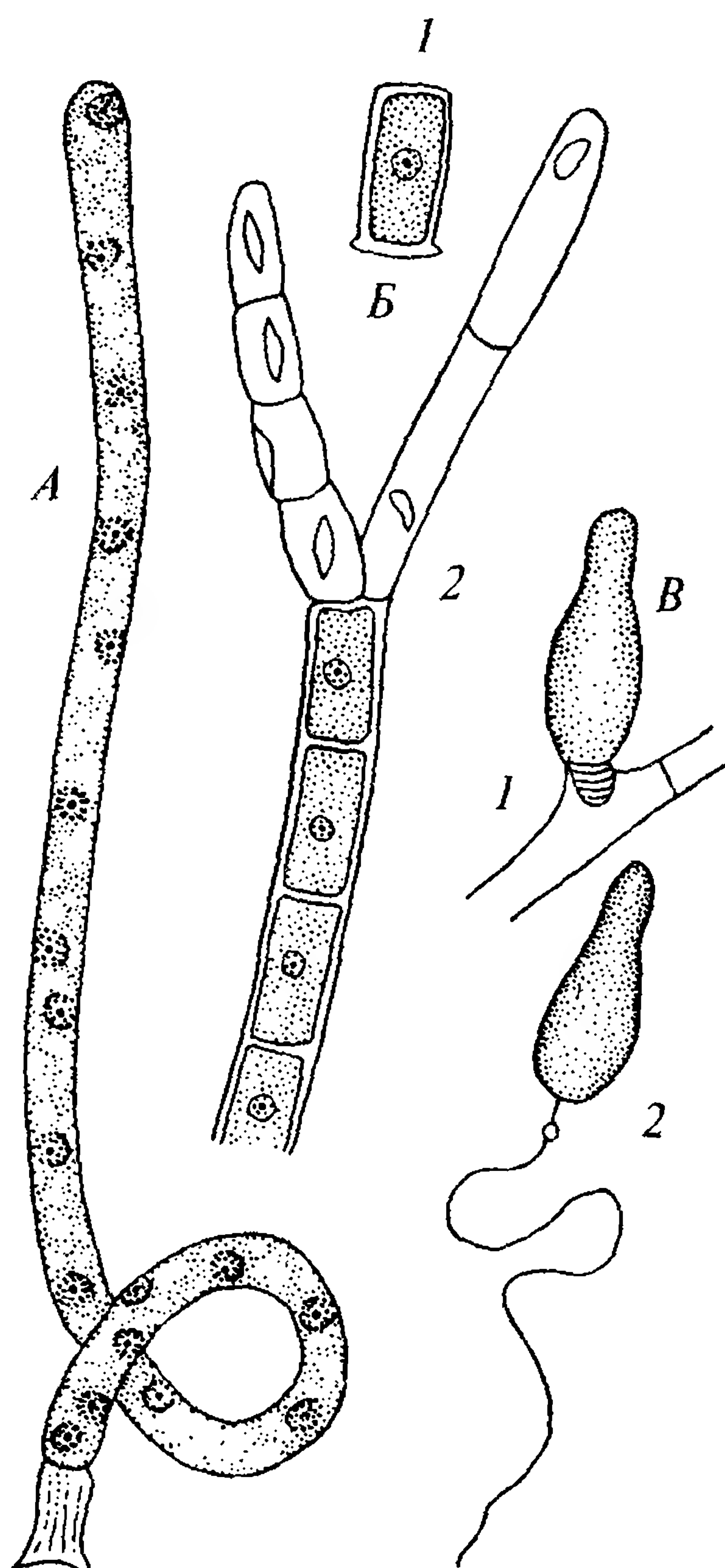


Рис. 111. Класс Trichomycetes:

А — нить трихомицета (молодой таллом с клеткой, служащей для прикрепления); *Б* — *Asellaria*, спорангиоспора (*1*) и верхушка нити с пустыми спорангиями (*2*); *В* — *Spartiella*, спора с придатками до (*1*) и после (*2*) отделения от спороносца

ли могут развиваться и в цепочках. Известны также артроспоры. Половой процесс установлен у представителей только одного порядка — **Harpellales**. Процесс состоит или в слиянии двух протопластов, обособившихся от нити, или в слиянии двух соседних клеток нити, или в контакте двух нитей, или в слиянии двух ядер в пределах одной нити.

Класс гломеромицеты — Glomeromycetes

Число представителей этого класса, включающего только один порядок — ***гломусовые* (*Glomerales*)**, невелико, но они имеют исключительно большое значение в природе и для хозяйственной деятельности человека. Эти грибы образуют наиболее распространенный тип микориз — везикулярно-арбускулярные микоризы (ВАМ). Свыше 80 % растений, имеющих микоризы, обладают именно такими микоризами. Представители этого класса, в частности, образуют микоризу с наиболее важными сельскохозяйственными растениями — такими, как злаки. Помимо многочисленных покрытосеменных Glomerales образуют микоризу с некоторыми голосеменными, некоторыми мохообразными и сосудистыми споровыми растениями, а также симбиотические ассоциации с некоторыми водорослями. Эти микоризы относятся к эндомикоризам, т.е. в отличие от эктомикориз, имеющих хорошо выраженный наружный чехол и сеть гиф в межклетниках коры (сеть Гартига), грибы ВАМ сильно не изменяют внешнюю морфологию корней. Только иногда на поверхности корня встречается сетка гиф, соединяющая внутритканевой мицелий с грибом, находящимся в почве. Гриб проникает внутрь клеток корня растения, образуя там древовидно ветвящиеся образования — арбускулы. Помимо них внутри клеток или за их пределами обычно встречаются также округлые вздутия — везикулы. Питание растений осуществляется за счет переваривания арбускулов, а иногда к тому же везикулов и гиф. Известны случаи, когда грибная инфекция сосредоточена в специальных отдельных клубеньках.

Для воспроизведения и перенесения неблагоприятных условий у этих грибов образуются покоящиеся споры — азигоспоры со сложной 6-слойной стенкой, содержащей хитин и целлюлозу. Они образуются одиночно или рыхлыми группами вне корней растений или, реже, внутри них.

Система гломусовых довольно быстро претерпела существеннейшие изменения. Еще сравнительно недавно грибы ВАМ рассматривали как виды рода эндогоне (*Endogone*), в котором ныне оставлены только представители, не образующие везикулярно-арбускулярных микориз. Затем были описаны несколько родов, а в 1990 г. был описан порядок Glomerales, разделенный на три семейства. В 2001 г. были описаны еще два новых семейства порядка. Ныне предлагается выделять Glomerales в самостоятельный класс и даже отдел. К этому же классу, возможно, следует отнести и очень интересный организм —*Geosiphon pyriforme*, обитающий на почве и в воде, представляющий собой симбиотическое образование из гиф гриба, внутри которых располагаются нити синезеленой водоросли (цианобактерии) из рода *Nostoc*.

Микроспоридии — Microsporidia

Не исключено, что микроспоридии родственны зигомицетам и даже должны быть отнесены к ним. Это широко распространенные облигатные внутриклеточные паразиты разных животных, преимущественно членистоногих и рыб. Их вегетативное тело (так называемый меронт) лишено митохондрий и клеточной стенки, но при размножении возникают споры со стенками, в состав которых наряду с другими веществами входит хитин.

До недавнего времени микроспоридии рассматривали как один из типов простейших неясного систематического положения. Данные молекулярной биологии позволили сблизить их с зигомицетами. В ходе эволюции микроспоридии претерпели крайнее сокращение генома и дегенерацию митохондрий до рудиментарной, лишенной генома органеллы, называемой «митосома». Для более или менее окончательного решения о систематическом положении микроспоридий, несомненно, необходимы дальнейшие исследования.

Дикариомицеты

Две группы грибов, которые здесь рассматриваются в составе дикариомицетов как отделы, — сумчатые грибы (Ascomycota) и базидиальные грибы (Basidiomycota) — несомненно, родственны друг другу и могут быть противопоставлены в таксономическом плане всем остальным грибам. На основании присутствия у большинства из них такой структуры, как дикарион, сумчатые и базидальные грибы можно объединить в общую группу (во многих системах эту группу вполне справедливо трактуют как отдел Dikaryomycota с двумя подотделами — Ascomycotina и Basidiomycotina или как надотдел Dikaryomycotera с двумя отделами — Ascomycota и Basidiomycota).

К дикариомицетам относится основная часть грибов — так называемые «высшие грибы». Вегетативное тело дикариомицетов — чаще всего мицелий с септами разного строения, имеющими центральную пору, но может быть представлено постоянно или только при определенных обстоятельствах почкующимися или делящимися клетками (дрожжи); могут быть многоклеточные структуры другого строения, но не мицелий.

Клеточная стенка хитин-глюканового типа с разной долей участия хитина; в дрожжеподобной фазе в клеточных стенках присутствуют маннаны.

При бесполом размножении (если оно имеется) практически всегда (за одним редчайшим исключением) образуются конидии.

Половой процесс у подавляющего большинства представителей связан с возникновением структуры, больше нигде в мире живого не встречающейся, — вышеупомянутого дикариона, т.е. пары ядер, строго синхронно митотически делящихся. Это обусловлено тем, что оказываются разделенными два важнейших события полового цикла — плазмогамия и кариогамия. Плазмогамия, как и положено, происходит при слиянии гамет или структур, им соответствующих, а кариогамия — непосредственно перед мейозом. Место, которое дикарион занимает в жизненном цикле, может быть различным.

При половом размножении очень часто возникают специальные образования из гиф — плодовые тела.

Можно довольно четко отметить, что в отдельных таксонах (ранг их может быть различен) наблюдается тенденция либо к усовершенствованию в ходе эволюции половых спороношений при подавлении или даже при отсутствии бесполых спороношений, либо же к усовершенствованию спороношений бесполых — соответственно при подавлении половых спороношений. Во втором случае гриб представлен только вегетативными структурами (обычно мицелием) и бесполыми спороношениями, которые далеко не всегда позволяют од-

нозначно судить о его таксономическом положении. Такая ситуация создает чрезвычайные трудности для систематики и диагностики.

Невозможность выяснить точное систематическое положение видов, известных только в бесполой стадии, а также «увязать» между собой бесполые и половые спороношения привела к тому, что возникли особые правила номенклатуры, т.е. правила присвоения и использования названий. Виды, имеющие два или больше типов спороношений (например, представители рода *Claviceps*), называют плеоморфными. Бесполые спороношения (а иногда и другие бесполые структуры, например, склероции) называют анаморфы, половые спороношения — телеоморфы, а всю совокупность стадий развития гриба — голоморфа. Каждая стадия может иметь свое собственное название, но название телеоморфы распространяется на все стадии (голоморфу), а названия анаморф относятся но к ним. Поэтому, например, если аскомицет *Emericella nidulans* имеет конидиальную стадию, называемую *Aspergillus nidulans*, то говорить можно о конидиеносцах и конидиях *E. nidulans*, но нельзя говорить о плодовых телах и мейоспорах *A. nidulans*.

Отдел сумчатые грибы, или аскомицеты, — Ascomycota

Общая характеристика

1. Вегетативное тело — обычно разветвленный гаплоидный мицелий, разделенный перегородками (септированный). Однако перегородки, как правило, незамкнутые, и через пору в них могут мигрировать различные клеточные структуры, в том числе ядра. Клеточные стенки у аскомицетов обычно двуслойные (тогда, как у представителей следующего отдела — базидиомицетов, — многослойные; это позволяет распознавать аскомицеты даже при отсутствии полового спороношения). Обычно клетки многоядерные, реже (как в порядке Erysiphales) — одноядерные. Нередко встречаются дрожжевые формы. Для ряда представителей известен мицелиально-дрожжевой диморфизм: в одних условиях гриб существует в виде гиф, в других — в виде дрожжевых клеток. Настоящие ткани у аскомицетов встречаются редко.

2. Основные полисахариды, входящие в состав клеточной стенки аскомицетов — хитин и глюканы (полимеры *D*-глюкозы, отличающиеся от целлюлозы характером связи между мономерами). Содержание хитина у аскомицетов ниже, чем у хитридиомицетов и аскомицетов, и составляет не более 20—25 % полисахаридов клеточной стенки.

3. Вегетативное размножение — фрагментацией мицелия или путем деления дрожжевых клеток. Широко распространено бесполое (споровое) размножение. У многих из них оно преобладает или даже служит единственным видом воспроизведения. Практически всегда вегетативное размножение осуществляется посредством образования экзогенных спор — конидий, образующихся от специальных мест (конидиогенных локусов), обычно на специальных видоизмененных частях мицелия — конидиеносцах.

4. Половой процесс в деталях может происходить по-разному. Чаще всего это контакт многоядерных гаметангиев, не дифференцированных на гаметы, с переходом ядер из одного из них в другой. Могут быть спермативация (опло-

дотворение женского полового органа спермацием, образующимся по типу конидии) и соматогамия (переход ядер от одного мицелия к другому для последующего слияния без образования морфологически оформленных половых структур).

5. У подавляющего большинства при половом процессе ядра не сливаются сразу, а попарно координируются в дикарион. В этом состоянии ядра неоднократно синхронно делятся.

6. Результат полового процесса — мейоспорангий, называемый сумка, или аск. В этой наиболее характерной для аскомицетов структуре (отсюда их название) локализуются эндогенные споры — аскоспоры (обычно число их фиксировано и чаще всего равно 8, т.е. каждое постмейотическое ядро претерпевает еще одно митотическое деление). При образовании аскоспор происходят кариогамия (слияние двух ядер дикариона), мейоз и обособление цитоплазмы вокруг гаплоидных ядер. В отличие от спорангиев на образование аскоспор всегда идет не все содержимое сумки, а только его часть.

7. Половой процесс и образование сумок с аскоспорами обычно сопряжены с развитием плодовых тел — структур из гиф характерной для каждого данного вида формы.

8. В жизненном цикле обычно преобладает гаплофаза. Дикариофаза, представленная так называемыми аскогенными гифами, на которых образуются сумки, занимает в жизненном цикле незначительную часть.

9. Аскомицеты могут быть гомоталличными и гетероталличными, причем гетероталлизм биполярный.

10. Экология аскомицетов необычайно разнообразна. Пожалуй, невозможно назвать те места на Земле, где бы не встречались аскомицеты (если там вообще возможна хоть какая-нибудь жизнь). Так же сложно назвать и те экологические группы грибов в целом, среди которых не было бы аскомицетов.

11. Многие аскомицеты имеют большое экономическое значение как продуценты антибиотиков, витаминов, ферментов и т.д. Некоторые виды широко используются как объекты экспериментальных исследований, особенно генетических.

Аскомицеты — самый крупный отдел грибов. По данным разных авторов, к ним относится от 30 до 70 % всех видов этого царства. В цикле развития многих аскомицетов большую роль играет бесполое размножение.

Бесполое размножение. У аскомицетов, паразитирующих на растениях, конидиальные спороношения обычно образуются на живом растении, а сумчатые — после отмирания растения или его частей в конце периода вегетации или после зимовки.

Бесполое размножение осуществляется практически всегда *конидиями*. Морфология конидий очень разнообразна. Они могут быть одноклеточными, с разным числом поперечных перегородок, с продольными и поперечными перегородками (муральными). Чаще всего конидии эллипсоидные, могут быть округлыми. Особенно сложное строение имеют конидии некоторых водных грибов, обитающих, в частности, на погруженных в воду разлагающихся листьях листопадных пород деревьев и кустарников.

Конидии могут быть бесцветными или окрашенными обычно в коричневые тона из-за наличия меланинов. Они могут быть сухими или погруженными в слизь. Сухие конидии распространяются токами воздуха, слизистые —

водой (часто с каплями дождя) или мелкими животными (например, перенос жуками-заболонниками конидий *Ophiostoma ulmi* — возбудителя голландской болезни вязов). При низкой влажности и высыхании слизи такие конидии переносятся также токами воздуха.

Освобождение конидии обычно пассивное.

Конидии иногда развиваются непосредственно от мицелия, но гораздо чаще от специальных конидиеносцев, которые могут быть простыми или ветвящимися, иногда очень обильно. Образуются конидии поодиночке или группируются в цепочки или головки. Конидиеносцы также могут располагаться поодиночке (см. рис. 120, 121) или тем или иным образом группироваться. Простейший вариант такой группировки — *коремия*: конидиеносцы развиваются тесно сближенным пучком, чаще склеиваясь своими боками, а иногда анастомозируя. Коремии характерны, например, для анаморф некоторых Eurotiales (в частности, представителей формального рода *Penicillium*, причем у некоторых видов могут образовываться только при определенных условиях).

У некоторых видов конидиеносцы образуют слой на поверхности выпуклого сплетения гиф или стромы в виде подушечек. Такой тип спороношения называется *спородохий*. Пожалуй, наиболее частый и характерный пример спородохия — анаморфа *Nectria cinnabarina* (см. рис. 130).

Ложа по характеру группировки конидиеносцев напоминают спородохии, но конидиеносцы в них образуют тесный слой не на выпуклой строме, а на более или менее плоском сплетении гиф. Такие структуры часто встречаются у грибов, паразитирующих на растениях. Сначала они развиваются в ткани растения под кутикулой или эпидермисом, а затем прорывают их и выступают наружу.

Если расположенные слоем на рыхлом сплетении гиф конидиеносцы погружены в общую слизь, то такие спороношения называют *пионноты*.

Наиболее сложные конидиальные структуры — *пикниды* (см. рис. 210). Они имеют шаровидную или кувшиновидную форму, одеты плотной светлой или темной оболочкой с узким отверстием на вершине. Внутри пикниды плотным слоем образуются короткие конидиеносцы, на которых развиваются конидии, выходящие затем из пикниды через выводное отверстие или трещины в оболочке, часто в массе слизи. Иногда даже конидиеносцы могут не дифференцироваться, а конидии образуются непосредственно от клеток оболочки пикнид.

Формирование конидий из конидиогенных клеток может происходить разными способами. Выделяют два типа.

1. ***Таллический.*** Конидии образуются в результате видоизменения ранее существовавшей части мицелия, иногда имеющей специфический облик (так что получается конидиеносец). Артроконидии (артроспоры) образуются в результате фрагментации конидиеносца или гифы. Алевриоконидии (алевриоспоры) формируются из отделившейся перегородкой части конидиогенной клетки, разрастающейся и дифференцирующейся в зрелую конидию. Они образуются одиночно на вершине конидиеносца или гифы и часто имеют крупные размеры и утолщенную клеточную стенку. Иногда они развиваются в коротких цепочках.

2. ***Бластический.*** Зачаток конидии заметно увеличивается в размерах до своего отделения перегородкой от конидиогенной клетки. На основании участия стенки конидиогенной клетки в формировании стенки конидии различают три типа бластогенных конидий: холобластические, пороконидии и фиалоконидии.

У *холобластических бластоконидий* все слои стенки конидиогенной клетки участвуют в образовании стенки конидии. Бластоконидия развивается как вздутие конца конидиогенной клетки, затем отшнуровывается и отделяется от нее перегородкой (процесс напоминает почкование у аскомицетных дрожжей).

В формировании клеточной стенки *пороконидий* принимают участие только внутренние слои клеточной стенки конидиогенной клетки. Такие конидии образуются путем почкования через поры в стенках конидиеносцев. Пороконидии обычно толстостенные, располагающиеся по одной на вершине и по бокам конидиеносца.

При формировании *фиалоконидий* клеточная стенка формируется заново, а стенка конидиогенной клетки не участвует в ее возникновении. Фиалоконидии развиваются на фиалидах — конидиогенных клетках, обычно несколько утолщенных у основания и слегка оттянутых в верхней части.

Половой процесс. Типичный половой процесс аскомицетов — *гаметангиогамия*, т.е. слияние двух гаметангиев — специализированных клеток, не дифференцированных на гаметы. У наиболее примитивных аскомицетов половой процесс сходен с зигогамией зигомицетов. Гаметангии разного пола морфологически сходны или мало различимы. Они представляют собой выросты или веточки мицелия. После их слияния сразу происходит кариогамия, так что сумка развивается непосредственно из зиготы. В цикле развития таких организмов, следовательно, есть только гапло- и диплофаза.

Наиболее типичный для аскомицетов половой процесс впервые был детально изучен в начале XX в. П. Клауссеном на *Pyronema omphalodes* (рис. 112). Такой вариант полового процесса, по-видимому, является наиболее типичным для них. Здесь имеются не дифференцированные на гаметы гаметангии. Женский половой орган, архикарп, состоит из двух крупных клеток: расширенная нижняя — *аскогон*, вытянутая верхняя — *трихогина**. Мужской гаметангий, *антеридий*, представляет собой просто удлиненную клетку несколько меньшего размера, чем архикарп. Такие гаметангии образуются обычно компактными группами из нескольких пар, формируя «розетку».

Половой процесс начинается с того, что концы антеридия и трихогины плотно срастаются, разделяющая их перегородка лизируется, а содержимое антеридия с ядрами переходит в трихогину, собственное содержимое которой к этому времени дегенерирует. В перегородке, разделяющей трихогину и аскогон, образуется ненадолго отверстие, и через него ядра из антеридия мигрируют в аскогон. Там ядра разного происхождения сближаются попарно — возникают *дикарионы*. Из аскогона образуется от 10 до 20 мешковидных выростов, они вытягиваются и ветвятся, превращаясь в *аскогенные гифы*. Переходящие туда дикарионы претерпевают несколько делений, причем делятся строго синхронно, с параллельным расположением осей деления. Аскогенные гифы становятся септированными. Клетки, расположенные ближе к аскогону, содержат несколько дикарионов, но на некотором расстоянии от аскогона каждая клетка имеет только один дикарион. Конечная клетка аскогенной гифы загибается в *крючок*. Находящийся в ней дикарион делится. Пара ядер разного

* Следует отметить расхождение в терминологии. Ранее в литературе фигурировали термины, приведенные здесь. Однако в последнее время, особенно в зарубежной литературе, стало популярным распространять термин «аскогон» на весь женский гаметангий.

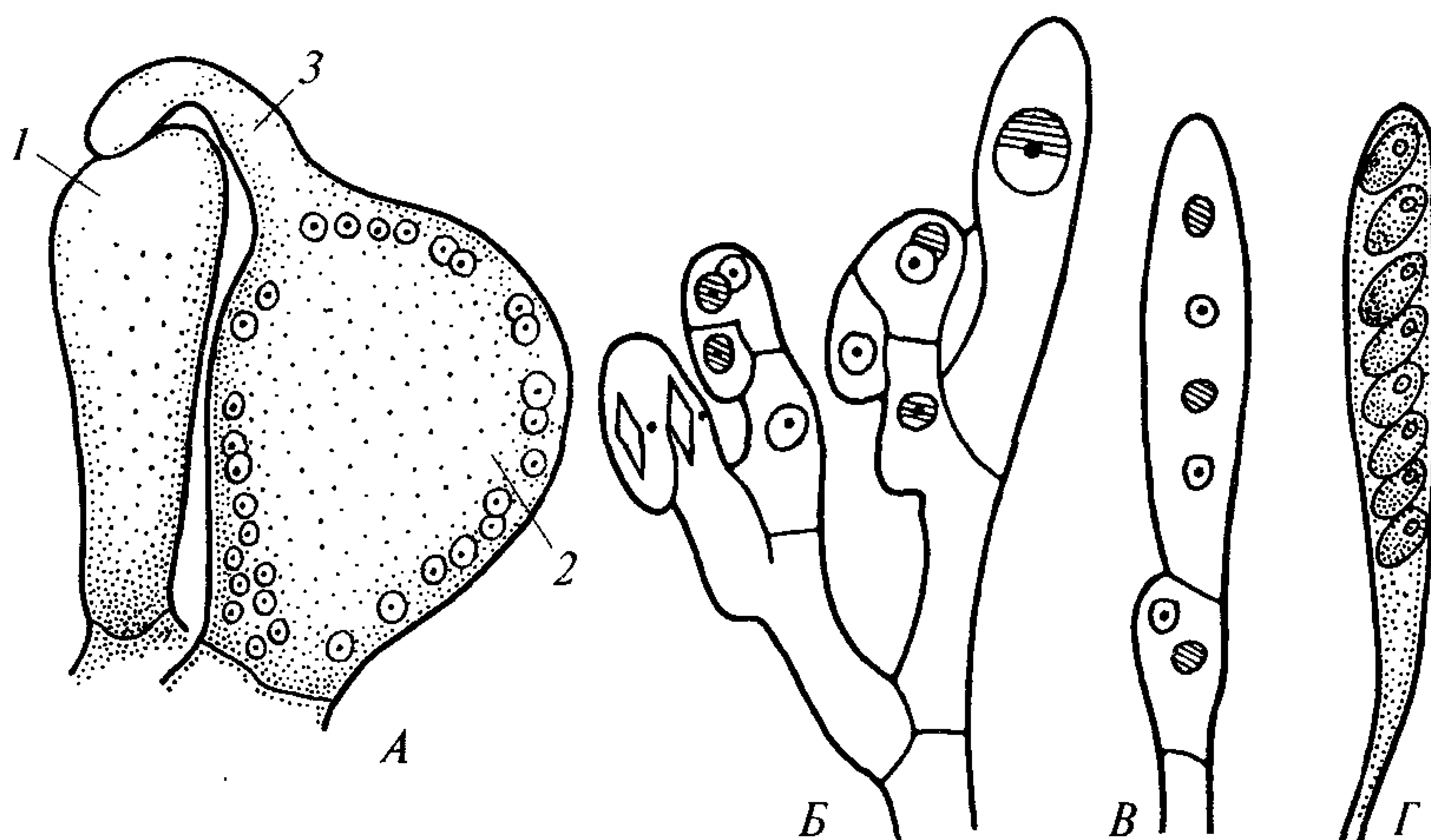


Рис. 112. Половой процесс и развитие сумок у аскомицетов на примере *Pyronema omphalodes*:

А — антеридий (*1*) и аскогон (*2*) с трихогиной (*3*); *Б* — развитие сумок из аскогенных гиф по способу крючка; *В* — молодая сумка после мейоза; *Г* — зрелая сумка с аскоспорами

происхождения («несестринских») остается в месте перегиба крючка, а из остальных двух ядер одно переходит в кончик крючка, а другое — в его основание. Вскоре появляются две перегородки, отделяющие место перегиба («колено») крючка от его основания и конца. В этом «колене» происходит *кариогамия*: два ядра дикариона сливаются, а получившееся диплоидное ядро сразу же претерпевает *мейоз*.

После этого происходит еще *митотическое деление* получившихся 4 гаплоидных ядер, и клетка становится восьмиядерной. Вокруг ядер формируются аскоспоры, покрываясь твердой оболочкой. Таким путем «колено» крючка, претерпевая описанные процессы и постепенно увеличиваясь в размере, превращается в *сумку*.

Оставшиеся одноядерными конечная и базальная клетки крючка могут сливаться между собой, восстанавливая дикарион. Получившаяся таким образом новая двуядерная клетка прямо становится новым крючком или дает ветвь из нескольких клеток, также завершающуюся крючком.

Развитие сумок сопровождается здесь формированием *плодового тела — аскомы*, или *аскокарпа* (или ложного плодового тела — *аскостромы*).

В деталях половой процесс высших аскомицетов может различаться, но практически неизменным остается то, что при *половом цикле* закономерно чередуются три фазы: *длительная гаплоидная*, непродолжительная дикариотическая (*аскогенные гифы*) и совсем короткая диплоидная (*молодая сумка до мейоза*).

Различия могут касаться некоторых деталей. Например, трихогина может быть многоклеточной или, наоборот, вообще отсутствовать. Оплодотворяющую функцию могут выполнять структуры, возникающие по типу конидий, — *спермации* (вероятно, это наиболее распространено у микобионтов — грибных компонентов лишайников). Архикарп может представлять собой утолщенную гифу, мало отличающуюся от обычной вегетативной, так называемую *воронинскую*

гифу. Наконец, может происходить просто контакт между гифами с переходом ядер из одной в другую и формированием дикариона — *соматогамия*. Известны и различные случаи *апогамии*.

Сумки аскомицетов. Сумки могут быть разной формы — от округлых или овальных до сильно вытянутых, булавовидных или цилиндрических. По строению оболочки и функциям их можно разделить на *прототуникатные* и *эутуникатные* (*эвтуникатные*). У первых оболочка тонкая, недифференцированная, она разрушается или лизируется, а аскоспоры высвобождаются *пассивно*. У вторых оболочка более плотная, часто со *специальными приспособлениями* для вскрытия, и освобождение аскоспор *активное*.

В свою очередь, эутуникатные сумки можно подразделить на *унитуникатные* и *битуникатные*. И те и другие имеют оболочку из двух слоев, однако у унитуникатных сумок (рис. 113, *А*) оболочка тонкая, выглядит однослойной, и слои ее неразделимы между собой. На вершине их обычно имеется *апикальный аппарат* — специальное приспособление для вскрытия и освобождения аскоспор. У битуникатных сумок (рис. 113, *Б*) оболочка более толстая, явно двухслойная (это можно видеть и с помощью светового микроскопа с хорошим разрешением), обычно на вершине сильно утолщенная и без апикального аппарата. Наружный слой жесткий, а внутренний эластичный. При созревании сумки под действием увеличивающегося тургорного давления наружный слой лопается, внутренний растягивается, и аскоспоры с силой выбрасываются.

Имеется также специальный *лекапоровый тип сумок*, встречающийся только у многих грибов, входящих в состав лишайников (рис. 114). Здесь, как и у битуникатных сумок, хорошо выражены два слоя, но они не отделимы друг от друга. Внутренний слой, более толстый, особенно утолщен на вершине. Здесь в нем может иметься особая внутренняя структура — *осевое тельце* (рис. 114, *А*). Оно отличается менее интенсивной амилоидной реакцией с йодом. При вскрытии сумки внешний слой лопается, а внутренний слой и осевое тельце растягиваются и выдаются наружу в виде клюва (рис. 114, *Б*).

Аскоспор чаще всего бывает восемь, однако число их может быть и меньше (например, у многих мучнисторосяных) или, наоборот, много больше (например, у многих сордариевых). При этом большое число аскоспор может быть связано как с увеличением числа митозов после мейоза в сумке, так и с тем, что уже сформировавшиеся споры распадаются на фрагменты. Размер и вид аскоспор

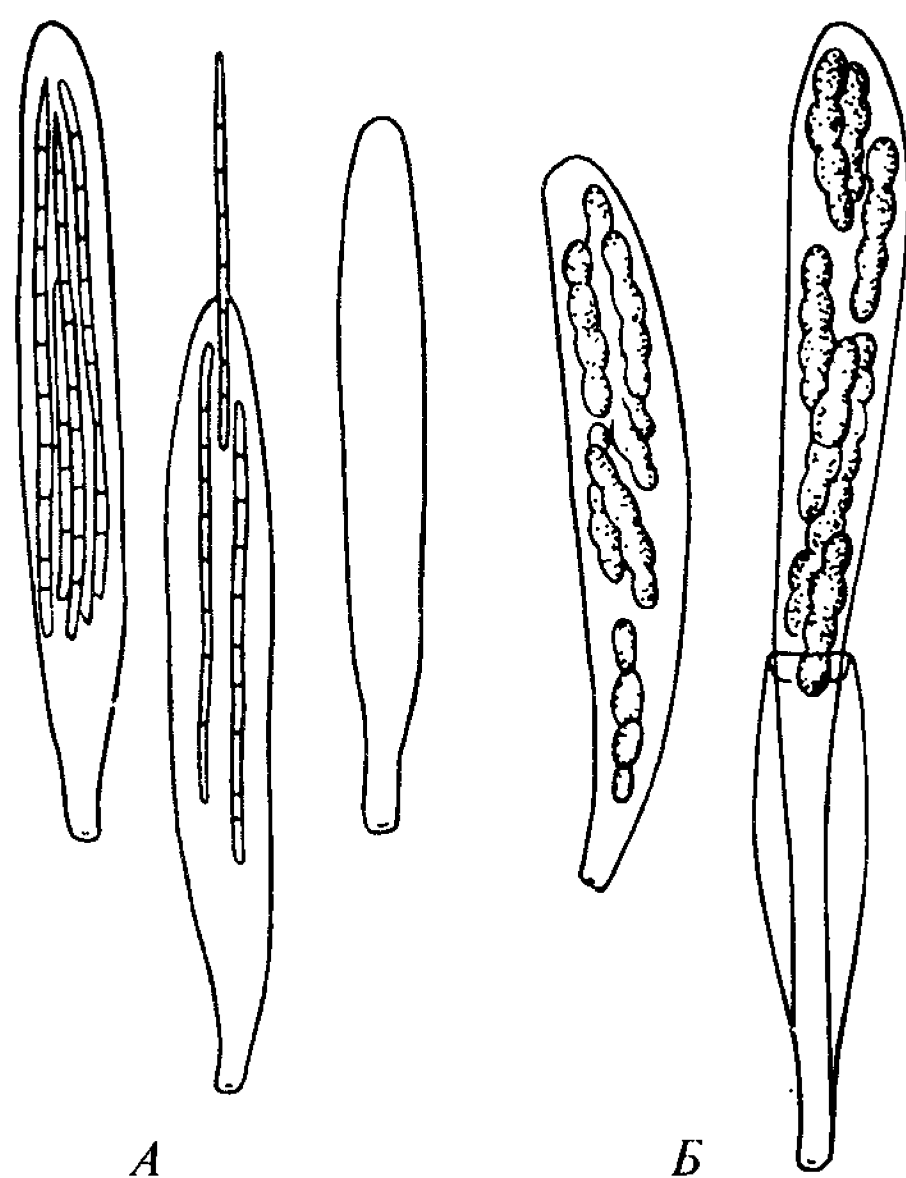


Рис. 113. Типы эутуникатных сумок и освобождение аскоспор из них:
А — унитуникатные сумки; *Б* — битуникатные сумки

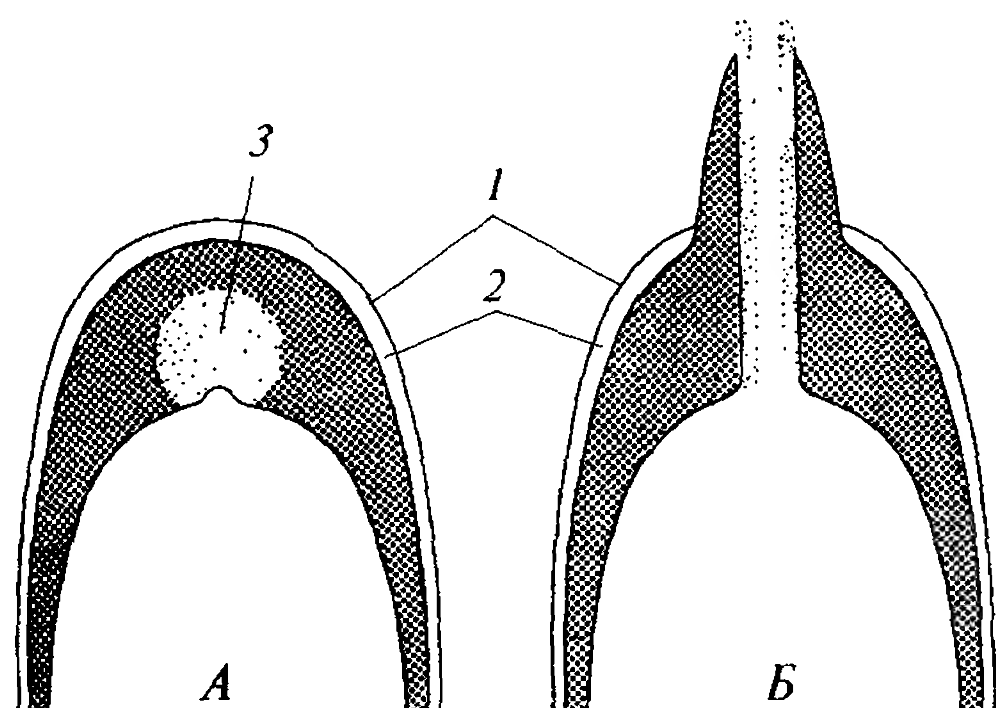


Рис. 114. Вскрытие сумки у Lecanorales:

А — зрелая сумка; *1* — внешний слой; *2* — внутренний слой, утолщенный на вершине; *3* — осевое тельце; *Б* — вскрытие сумки: внешний слой разрывается, а внутренний выступает через разрыв (C.J. Alexopoulos et al., 1996)

могут быть самыми различными. Обычно величина их составляет несколько микрометров, однако самые крупные аскоспоры (у некоторых микобионтов лишайников) могут быть до 525 мкм в длину! Форма аскоспор бывает от шаровидной или овальной до удлиненной и нитевидной. Как и конидии, они могут быть бесцветными (гиалиновыми) или окрашенными, состоять из одной, двух или большего числа клеток. Аскоспоры могут иметь различного рода придатки. У многих видов споры одеты слизистым чехлом.

У примитивных (низших) аскомицетов сумки формируются *непосредственно на мицелии* (или из дрожжевых клеток). У «высших» же аскомицетов имеются специальные вместилища — *настоящие плодовые тела — аскокарпы* и *ложные плодовые тела — аскостромы*, в которых сумки окружены оболочкой — *пери-*

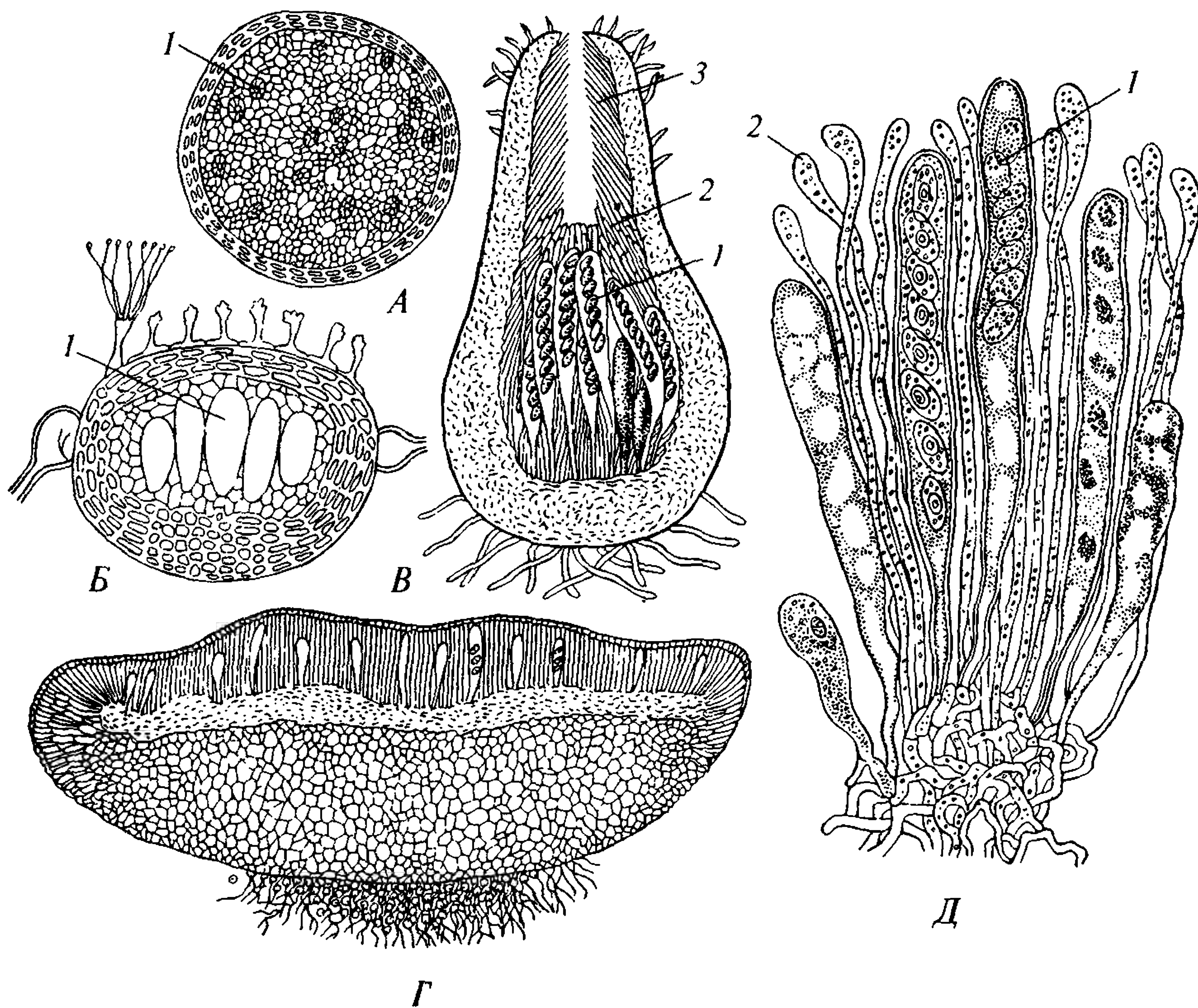


Рис. 115. Типы плодовых тел аскомицетов:

А, *Б* — клейстотеции; *В* — перитеций; *Г*, *Д* — апотеций: *1* — сумки, *2* — парафизы, *3* — перифизы

дием. Могут присутствовать и стерильные элементы — *парафизы.* Выделяют *три основных типа плодовых тел* (рис. 115): 1) *клейстотеций* (*клейстокарпий*) — полностью замкнутое плодовое тело (рис. 115, *А*, *Б*); 2) *перитеций* почти замкнут («полузамкнут»), т.е. сумки окружены перидием, но на вершине имеется выводное отверстие (рис. 115, *В*); 3) *апотеций* — открытое, обычно чашевидное или блюдцевидное плодовое тело, по верхней стороне которого расположен слой сумок и парафиз; парафизы, пока сумки незрелые, могут смыкаться над ними своими вершинами и выполнять защитную функцию (рис. 115, *Г*, *Д*). Следует отметить, что сходные плодовые тела могут быть у представителей неродственных групп, тогда как у эволюционно близких форм они могут сильно различаться по облику.

Настоящие плодовые тела могут развиваться непосредственно на мицелии, на рыхлом его сплетении — *субикулуме* или на плотных сплетениях гиф — *стромах*, имеющих определенные размеры, форму и консистенцию. Стромы могут быть довольно простого строения, как у видов рода *Hypoxylon* (см. рис. 126), а могут представлять собой сложные гифенные образования, например дифференцированные на стерильную ножку и фертильную верхнюю часть стромы видов родов *Claviceps* и *Cordyceps* (см. рис. 133, 134).

Развитие аскостром идет по-другому. Сначала строма гомогенная. В ней образуются половые структуры, происходит половой процесс, формируются аскогенные гифы и сумки. При этом ложная ткань (*плектенхима*) стромы в местах образования сумок раздвигается или разрушается, и там образуется полость — *локула.* Каждая локула может содержать всего одну сумку, но чаще сумок в ней достаточно много. На вершине локулы из-за разрушения ткани обычно формируется выводное отверстие. Внешне аскостромы могут становиться очень похожими на настоящее плодовое тело или их группу. Особенно распространены перитециевидные ложные плодовые тела — их называют *псевдотециями.*

Распространение в природе и практическое значение. По некоторым данным, к аскомицетам относится до 75 % всех известных видов грибов.

Значительная часть микобиоты почвы — аскомицеты. Это могут быть и сапротрофы, и микоризообразователи, и хищные грибы, и паразиты. Много аскомицетов и в водной среде, аналогично — в самом разном качестве. Широко распространены аскомицеты как паразиты растений, в том числе возбудители исключительно тяжелых болезней, или сапротрофы на мертвых растениях или их отмерших частях. Среди паразитов животных и человека большинство — аскомицеты. Аскомицеты могут быть активнейшими агентами биодеструкции, т.е. разрушения природных материалов и изделий из них. От некоторых аскомицетов страдают и пищевые продукты.

Аскомицеты издревле широко используются человеком. Достаточно назвать пивные (пекарские) дрожжи или продуценты антибиотиков. Некоторые аскомицеты (сморчки, трюфели) используются в пищу, хотя в этом отношении базидиомицеты (представители следующего отдела) оставляют их далеко позади.

Система аскомицетов. Объем данного отдела понимается по-разному. Раньше сюда не включали лишайники (грибные компоненты которых, или микобионты, — почти исключительно аскомицеты) и дейтеромицеты (представляющие в основном совокупность бесполых стадий, или анаморф, аскомице-

тов). В настоящее время эти организмы — вполне обоснованно — обычно интегрируют в систему аскомицетов, что значительно расширяет объем данного отдела. При этом важно отметить, что трактовка аскомицетов и дейтеромицетов как равноправных, самостоятельных таксонов нередко приводила к недооценке конидиальной стадии при построении системы аскомицетов и соответственно к некоторой «однобокости» системы.

Как по морфологии, так и по молекулярным данным здесь можно выделить три основные группы, которым авторы придают ранг подотдела.

1. ***Тафриномицеты*** (***Taphrinomycotina***), или ***архиаскомицеты*** (***Archiascomycotina***) — наиболее древняя и примитивная группа, по-видимому, исходная для остальных аскомицетов. По морфологии группа разнородна. В нее входят мицелиальные и дрожжевидные формы (делящиеся дрожжи); могут встречаться плодовые тела.

2. ***Сахаромицеты*** (***Saccharomycotina***), или ***гемиаскомицеты*** (***Hemiascomycotina***) — мицелиальные формы, почкующиеся дрожжи или диморфные формы.

3. ***Собственно аскомицеты***, или ***эуаскомицеты*** (***Ascomycotina***), или ***пезизомицеты*** (***Pezizomycotina***) — мицелиальные формы с настоящими или ложными плодовыми телами (однако они образуются далеко не у всех представителей, так как очень часто развиваются только бесполые спороношения).

Подотдел тафриномицеты — Taphrinomycotina, или архиаскомицеты — Archiascomycotina

Подотдел включает два класса — Taphrinomycetes и Schizosaccharomycetes. Это наиболее древняя группа, исходная для остальных аскомицетов. Хитин в клеточной стенке у некоторых видов обнаружен в ничтожных количествах, у других он вообще не отмечен. Аскогенные гифы отсутствуют. Выбрасывание аскоспор может быть как пассивным, так и активным, причем оба варианта могут встречаться у одного и того же вида в зависимости от внешних условий. Специальных структур на вершине сумок, связанных с активным выбрасыванием спор, никогда не наблюдалось. Половой процесс известен не у всех представителей подотдела. Смена ядерных фаз может быть разной: могут чередоваться гапло- и дикариофаза, гапло- и диплофаза; может быть и чисто гаплоидный цикл.

Класс тафриномицеты — Taphrinomycetes

Тафриномицеты имеют разное строение. Многие из них диморфны: дрожжевая стадия сапротрофна, мицелиальная паразитирует на растениях, где вызывает галлы, различного рода вздутия, «ведьмины метлы» и т.д.

Порядок тафриновые — Taphrinales

Представители порядка — паразиты цветковых растений, вызывающие гипертрофию и деформацию пораженных частей хозяев: курчавость листьев (рис. 116, *А*), «ведьмины метлы», «кармашки» (рис. 116, *Б*) и т.д. Воз-

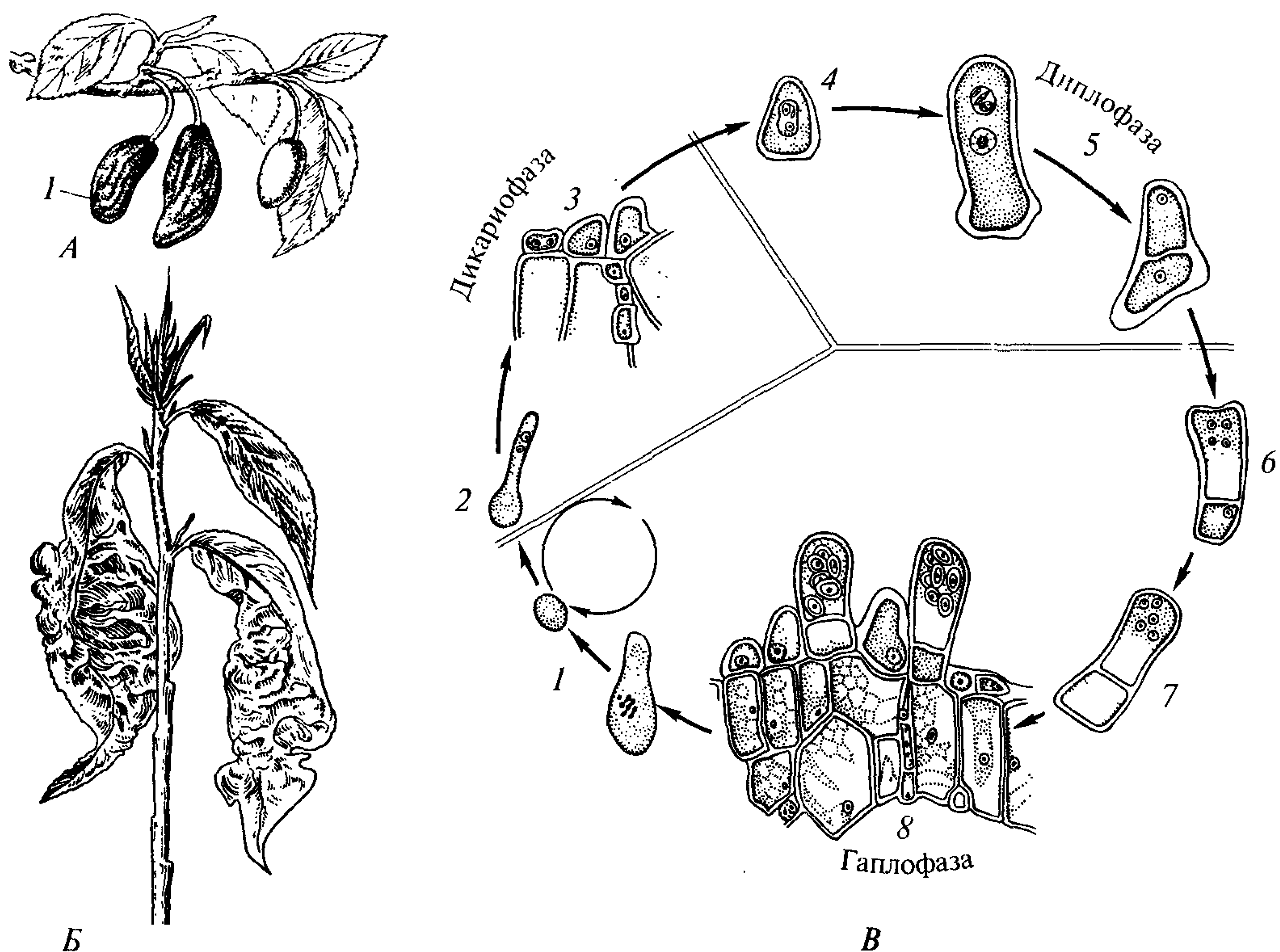


Рис. 116. *Taphrina*:

А — ветка сливы с плодами, пораженными *Taphrina pruni* (*1*) («кармашки» сливы); *Б* — курчавость листьев персика, вызываемая *Taphrina deformans*; *В* — цикл развития *Taphrina*: *1* — почкование аскоспор; *2* — дикариотизация; *3* — дикариотический мицелий в растении; *4* — слияние ядер дикариона; *5* — деление диплоидного ядра и образование материнской клетки сумки; *6*, *7* — развитие сумки; *8* — слой сумок на поверхности пораженного органа растения

никновение таких деформаций связано с тем, что тафриновые способны синтезировать фитогормоны, стимулирующие рост, — β-индолилуксусную кислоту и вещества типа цитокининов, а также стимулировать их синтез самим растением. Под действием фитогормонов клетки растений гипертрофируются, увеличивается скорость их деления при одновременном нарушении процессов дифференцировки, что приводит к деформации пораженных органов.

Сумки образуются на мицелии плотным слоем под кутикулой пораженных органов растения. Преобладает дикариофаза. Порядок включает одно семейство с одним ***родом Taphrina***.

Дикариотизация осуществляется за счет копуляции аскоспор или их производных — дрожжевидных клеток. Аскоспоры могут легко почковаться как до выхода из сумки, так и после него. Возможно и прорастание аскоспор в гаплоидный мицелий, в котором происходит дикариотизация за счет деления ядра в какой-либо клетке без образования клеточной перегородки. Перед образованием сумок ветви мицелия распространяются в самых наружных слоях пораженного органа между эпидермисом и кутикулой и распадаются на короткие дву-

ядерные клетки — аскогенные клетки. Они делятся пополам; нижняя отмирает, а верхняя превращается в сумку. В ней происходит мейоз и митотическое деление ядер. Вокруг восьми гаплоидных ядер формируются аскоспоры, которые могут почковаться (рис. 116, *В*). Созревая, сумки прорывают кутикулу листа и оказываются на его поверхности. Аскоспоры активно выбрасываются из сумки.

Общая схема жизненного цикла тафриновых (на примере возбудителя курчавости листьев персика — *T. deformans*) приведена на рис. 116, *В*.

Порядок протомицетовые — Protomycetales

Все протомицетовые, по-видимому, паразиты цветковых растений, причем представителей только двух семейств: зонтичных и крестоцветных. Наиболее хорошо известен и изучен ***род Protomyces***, а из этого рода — вид *P. macrosporus*. Этот паразит зонтичных, особенно сныти, вызывает на листовых черешках и жилках хозяина пузыревидные опухоли. Они пронизаны мицелием патогена, идущим между клетками хозяина и сложенным из многоядерных клеток. Некоторые клетки затем сильно вздуваются, получают утолщенные оболочки и превращаются в хламидоспоры, прорастающие следующей весной после сгнивания ткани хозяина. При прорастании внешние слои оболочки хламидоспоры разрываются, а внутренний слой растягивается и высовывается в виде округлого пузыря, куда переходит содержимое хламидоспоры. Там происходит деление клеточных ядер, а затем протоплазма распадается на многочисленные одноядерные тельца — протоспоры, располагающиеся вдоль стенок пузыря. Протоспоры затем делятся, каждая на четыре, образуя собственно споры. При прорастании споры попарно копулируют друг с другом, давая молодой мицелий.

У видов ***рода Taphridium*** хламидоспоры расположены не беспорядочно в глубине ткани хозяина, а целым слоем непосредственно под эпидермисом. Они прорастают немедленно, без периода покоя, причем их проростки просовываются между эпидермальными клетками хозяина и располагаются тесным слоем, подобно сумкам тафрины (вполне возможно, это не только внешнее сходство). Наиболее распространен вид *T. umbelliferarum*, поражающий зонтичные растения из родов борщевик (*Heracleum*) и горичник (*Peucedanum*).

Класс неолектомицеты — Neolectomycetes

К этому чрезвычайно интересному классу относится всего один порядок с одним родом *Neolecta*, включающим 3 вида.

Размер плодовых тел достигает нескольких сантиметров. Они напоминают плодовые тела в виде язычков у некоторых дискомицетов (первоначально единственный известный в Европе вид рода *N. vitellina* был отнесен к роду *Geoglossum* из современного порядка Leotiales). Ярко-желтые плодовые тела *N. vitellina* растут на почве, прикрепляясь под землей к тонким корешкам ели. Однако паразитирует ли гриб на ели, пока точно не выяснено. Несмотря на внешнее сходство с рассматриваемыми ниже дискомицетами, между ними

имеются существенные различия: например, у *Neolecta* отсутствуют крючки и парафизы в гимении.

Систематическое положение группы долгое время оставалось спорным. Данные молекулярной биологии свидетельствуют о близости ее не к аскомицетам, имеющим плодовые тела, а к тафриномицетам, с которыми их сейчас и помещают в один подотдел. В пользу этого говорят и некоторые ультраструктурные данные.

Класс схизосахаромицеты, или делящиеся дрожжи, — Schizosaccharomycetes

Основной признак этого класса, состоящего из одного порядка (Schizosaccharomycetales), — то, что в вегетативном состоянии грибы представляют собой отдельные, но не почкующиеся, как пивные дрожжи, а делящиеся клетки (рис. 117). В природе встречаются примерно там же, где и почкующиеся дрожжи из класса сахаромицеты.

Schizosaccharomyces pombe — классический объект генетических исследований. Кроме того, этот вид считается перспективным в области биотехнологии.

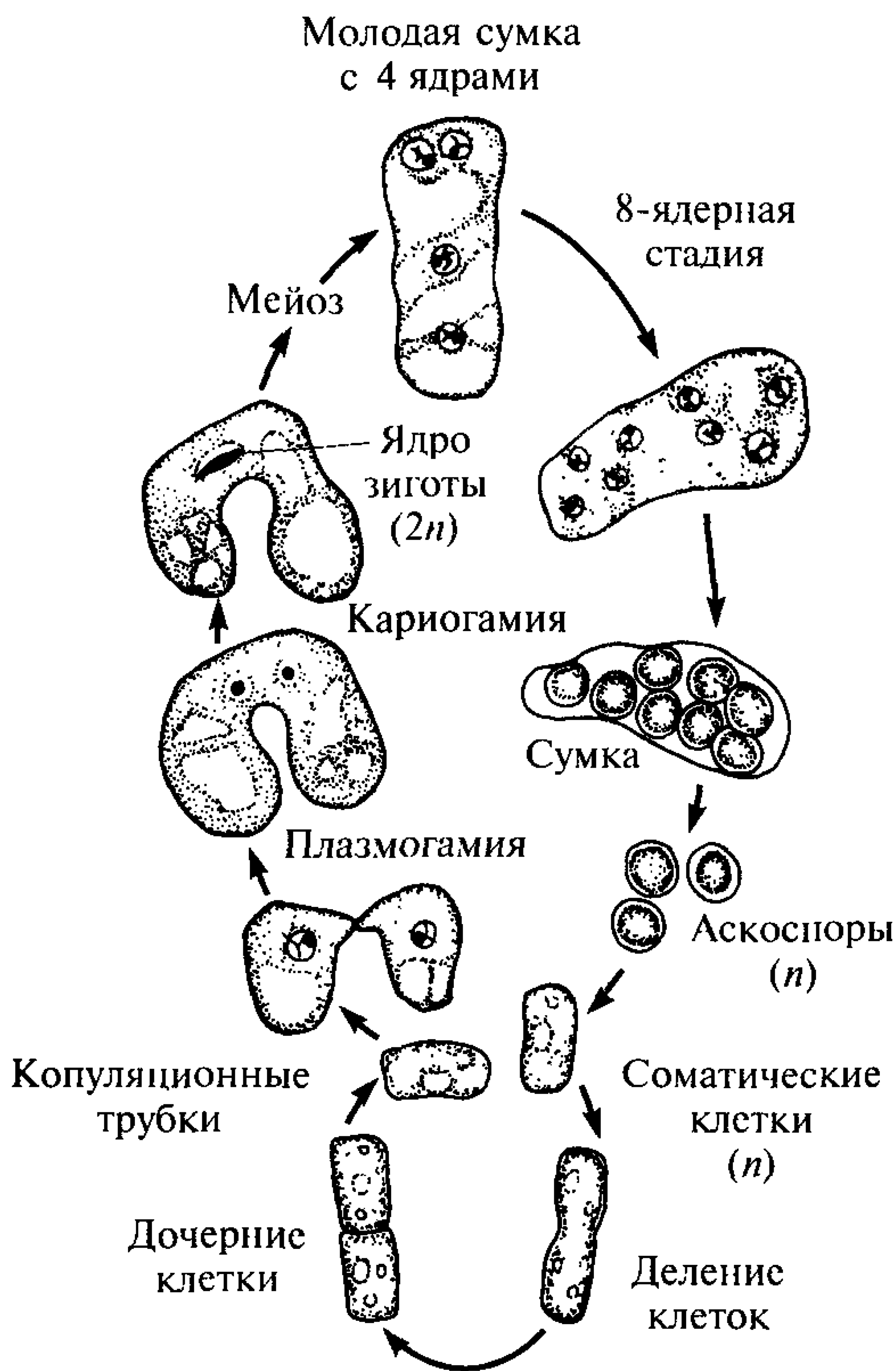


Рис. 117. Жизненный цикл *Schizosaccharomyces octosporus* (C.J. Alexopoulos et al., 1996)

Так, один его штамм может продуцировать белки из керосина и дизельного масла.

К подотделу тафриномицетов могут быть отнесены еще два рода, принадлежность которых к каким-либо классам, порядкам и семействам пока остается неясной. Это **роды *Saitoella*** и ***Pneumocystis***.

Единственный известный вид рода *Saitoella* — *S. complicata* — был изолирован из почвы в Бутане в 1967 г. Это дрожжи, внешне очень напоминающие базидиомицетные дрожжи *Rhodotorula glutinis*. Размножение осуществляется только вегетативным путем, за счет энтеробластического почкования, свойственного для базидиомицетных дрожжей. Однако данные биохимии и молекулярной биологии позволили однозначно отнести этот организм к примитивным аскомицетам.

Представитель рода *Pneumocystis* — *P. carinii* — внутриклеточный паразит разных млекопитающих, вызывающий пневмонию. Наиболее известен он как возбудитель пневмонии у людей с ослабленной иммунной системой. Поражая легкие, гриб может распространяться и по другим частям тела, в частности, попадать в костный мозг. Гриб не может поддерживаться в постоянной культуре in vitro и обладает устойчивостью к амфотерицину В — противогрибному средству широкого спектра действия.

Первоначально этот организм был описан (в 1912 г.) в легких крысы и трактовался как простейшее (был отнесен к трипаносомам). К грибам он был отнесен только в конце XX в. на основании изучения последовательности 18S рибосомной РНК, внимание к нему сильно возросло в связи со значительным увеличением числа лиц с ослабленной иммунной системой, в частности в результате широкого распространения ВИЧ-инфекций.

Подотдел сахаромицеты — Saccharomycotina, или гемиаскомицеты — Hemiascomycotina

Подотдел включает единственный **класс сахаромицеты (Saccharomycetes)** и единственный порядок сахаромицетовые **(Saccharomycetales)**.

Вегетативное тело сахаромицетов может быть в виде мицелия или почкующихся клеток. Есть так называемые диморфные виды, у которых при одних условиях развивается настоящий мицелий, а при других — отдельные клетки.

Встречается вегетативное, бесполое и половое размножение, причем грань между вегетативным и бесполым (споровым) размножением не всегда четкая. Возможны почкование отдельных клеток или же фрагментация отдельных клеток или гиф.

При половом размножении никаких аскогенных гиф и плодовых тел не образуется. Половое размножение начинается с копуляции клеток (клеток мицелия или отдельных клеток). Они обычно многоядерны. За копуляцией сразу же следует кариогамия (дикариофаза отсутствует). Зигота или непосредственно превращается в сумку, или образует вырост — аскофор, от которого развиваются сумки. Сумки тонкостенные. Аскоспоры освобождаются в результате

того, что их оболочки расплываются или разрываются. Смена ядерных фаз может быть самой разной: здесь есть и гаплонты, и гапло-диплонты, и диплонты.

Многие представители группы обитают в условиях малого наличия воды и выработали в связи с этим способность к образованию многоатомных спиртов и соответствующих белков. Некоторые виды продуцируют токсические вторичные метаболиты.

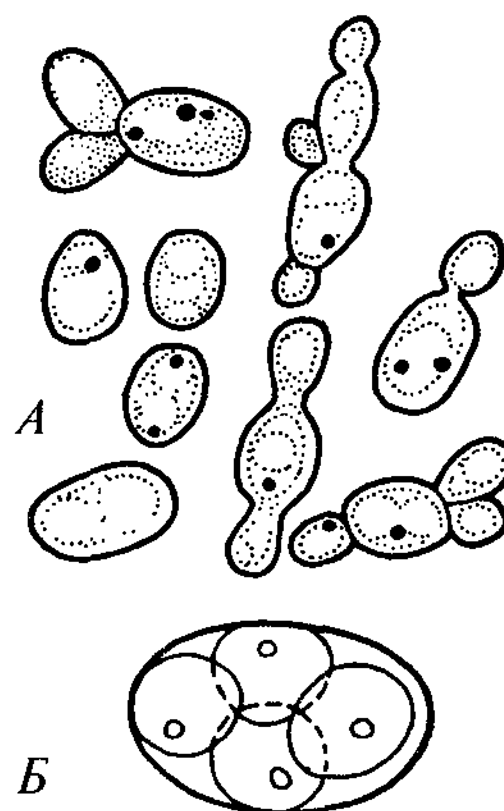


Рис. 118. *Saccharomyces cerevisiae*:
А — почкующиеся клетки; *Б* — сумка

Из сахаромицетов наибольшее значение имеют ***пивные дрожжи*** (***Saccharomyces cerevisiae***; рис. 118). У этого вида имеется смена поколений. Аскоспоры становятся зрелыми гаплоидными клетками и некоторое время почкуются в гаплоидном состоянии. Затем происходит половой процесс — копуляция соматических клеток, возникает диплоидная клетка, после чего почкование продолжается уже в диплофазе. При хорошей аэрации и недостатке питания диплоидные клетки претерпевают мейоз и превращаются в сумки. Разные расы данного вида (их раньше рассматривали как самостоятельные виды) издревле используются в хлебопечении, пивоварении и виноделии. Они служат также объектом многочисленных экспериментальных исследований. Так, на них проведены многочисленные работы по ферментам (их локализации в клетке, регуляции активности и т.д.), механизмам действия антибиотиков на грибную клетку и другим вопросам.

Подотдел собственно аскомицеты — Ascomycotina, или пезизомицеты — Pezizomycotina

Это самый обширный и, в целом, наиболее важный подотдел аскомицетов.

К нему относится бóльшая часть сумчатых грибов. Вегетативное тело — в основном септированный мицелий. У незначительной части представителей (прежде всего видов класса лабульбениомицеты) вместо развития мицелия происходят тангентальные деления клеток и получается нечто вроде примитивных настоящих тканей. Бесполое размножение только конидиями, возникающими различными способами. Сумки развиваются в настоящих или ложных плодовых телах; образованию сумок предшествует стадия аскогенных гиф.

Класс эвроциомицеты — Eurotiomycetes

Эвроциомицеты (в значительной мере соответствующие группе «плектомицетов» в старой литературе) — наиболее морфологически примитивные Ascomycotina. Плодовые тела их — клейстотеции с беспорядочно расположенными прототуникатными сумками. Освобождение аскоспор всегда пассивное.

Порядок эвроциевые — Eurotiales

Порядок, насчитывающий несколько сотен видов, характеризуется мелкими замкнутыми плодовыми телами (клейстотециями), развивающимися на мицелии. У некоторых видов оболочка (перилий) еще практически полностью отсутствует или развита очень слабо (для таких примитивных плодовых тел иногда используется специальное название гимнотеций). Обычно клейстотеции мелкие, не превышающие 1—2 мм в диаметре. Сумки прототуникатные, с быстро разрушающейся оболочкой, округлой или овальной формы, расположенные в клейстотеции беспорядочно. Числа аскоспор чаще 8, но может быть и меньше. Аскоспоры всегда одноклеточные, бесцветные или окрашенные, иногда с очень характерной орнаментацией, например в виде «крыльев» (рис. 119).

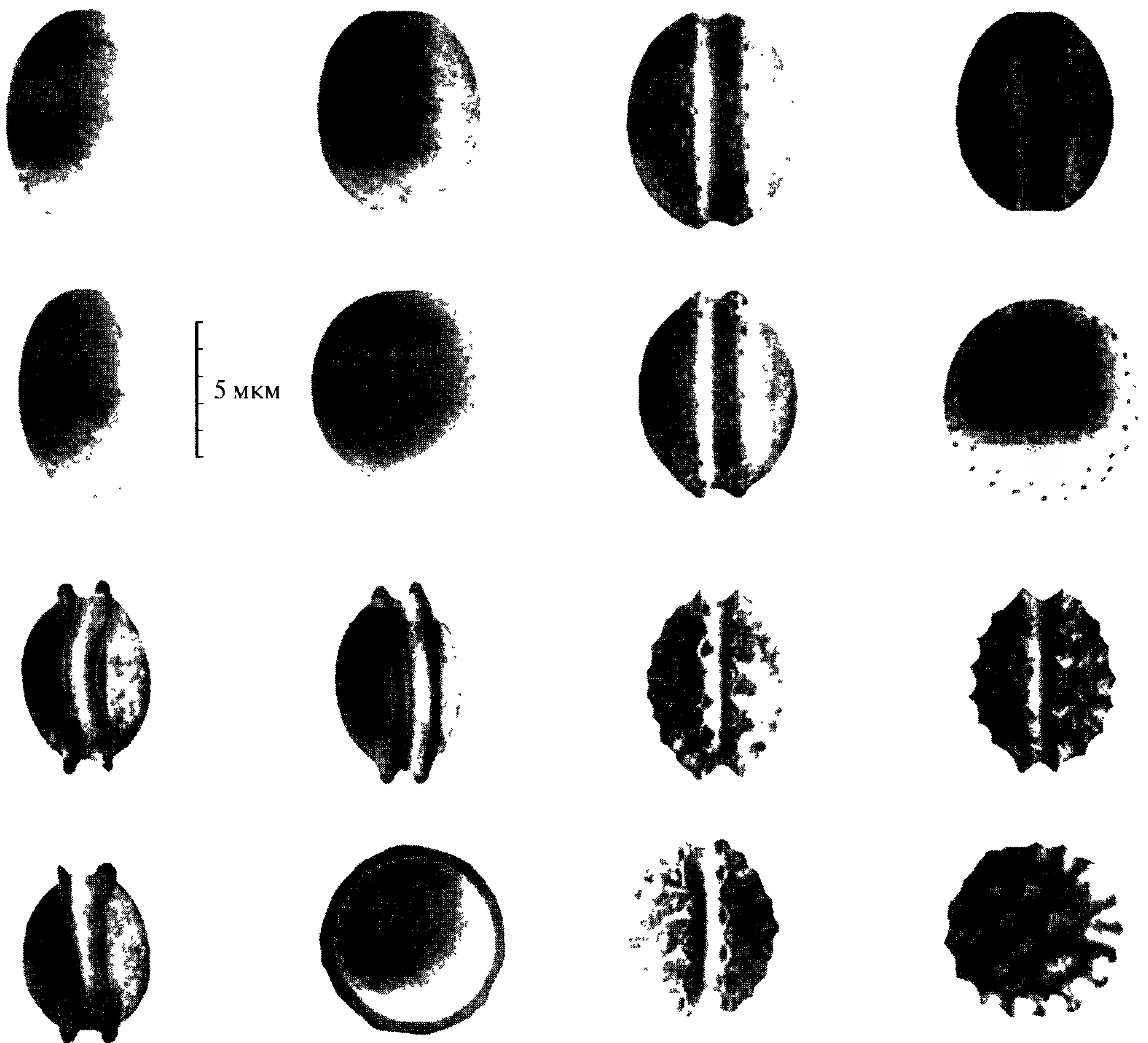


Рис. 119. Споры четырех видов рода *Eurotium* в разных положениях (C.J. Alexopoulos et al., 1996)

В целом, можно говорить, что основное направление эволюции спороношений в порядке — усовершенствование бесполой стадии при подавлении или полной утрате стадии половой. Таким образом, у очень многих видов порядка сумчатая стадия встречается редко или вообще не встречается (т.е. формально это несовершенные грибы). Поэтому для них в основном, даже если у них и встречаются половые спороношения, используются названия анаморф.

Именно таковы наиболее практически важные представители порядка — широко распространенные на различных субстратах, особенно в почве грибы, конидиальные стадии которых относятся к анаморфным (формальным) родам *Penicillium* и *Aspergillus*. Конидии у них обоих одноклеточные, образуются от фиалид в цепочках, иногда очень длинных.

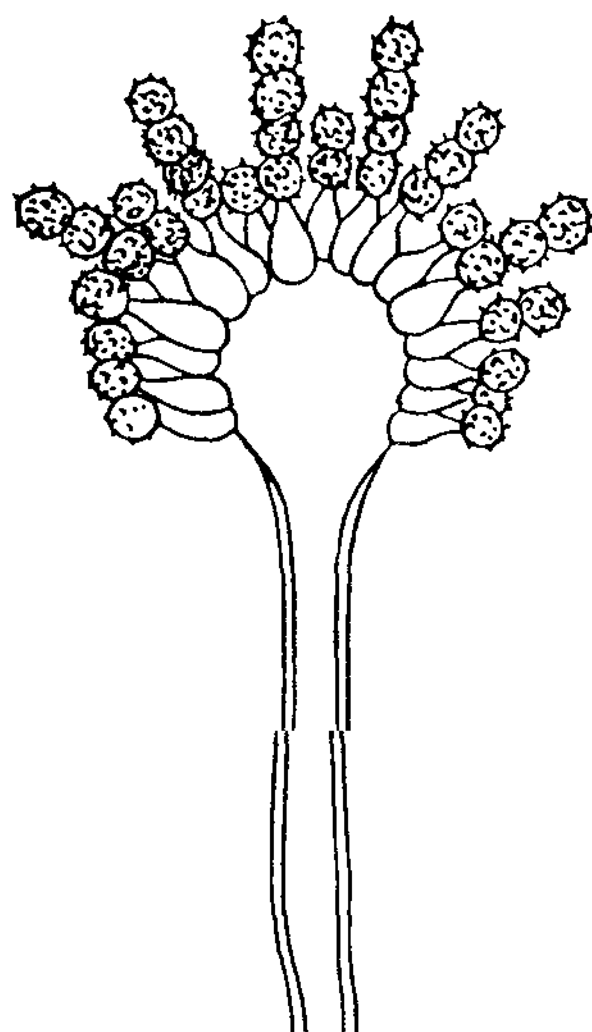


Рис. 120. *Aspergillus*. Строение конидиеносца

Формальный род Aspergillus характеризуется конидиеносцами, основная ось которых вздута на вершине в виде пузыря. У некоторых аспергиллов (так называемых однорядных) непосредственно на этом пузыре располагаются фиалиды, дающие цепочки конидий. У других (так называемых двурядных) фиалиды располагаются не непосредственно на самом пузыре, а на специальных клетках — профиалидах, или метулах (рис. 120).

У видов ***формального рода Penicillium*** конидиеносцы имеют вид кисточки. В простейшем случае на основной оси конидиеносца находится всего одна мутовка из нескольких фиалид. Более сложно устроенный конидиеносец сперва ветвится на метулы, каждая из которых несет мутовку фиалид. Может быть и еще более сложное строение: на вершине основной оси сперва образуются веточки (рамулы), на них — метулы, а уже на тех — фиалиды (рис. 121). Среди пенициллов четко прослеживается закономерность: чем сильнее развито конидиальное спороношение, тем хуже представлено спороношение половое. Так, клейстотеции — не редкость у так называемых одномутовчатых пенициллов, у которых конидиеносец состоит из основной оси и фиалид. У видов с более сложными конидиеносцами плодовые тела встречаются реже, иногда они закладываются, но не развиваются. Наконец, у видов с наиболее развитыми конидиеносцами плодовые тела не встречаются.

Большинство эвроциевых — сапротрофы. Они составляют значительную часть микобиоты (грибного компонента) почв самых разных природных зон. Некоторые из них — термофилы, развивающиеся на саморазогревающихся субстратах (в компосте, влажном сене и т.д.).

Многие виды могут повреждать промышленные материалы и изделия, а также горюче-смазочные материалы, особенно в условиях жаркого и влажного климата (например, в тропиках). Так, широко распространен ***«керосиновый гриб» (Amorphotheca resinae)***. Он может обитать в почве как сапротроф, но очень охотно переходит на авиационное топливо, приводя его в негодность.

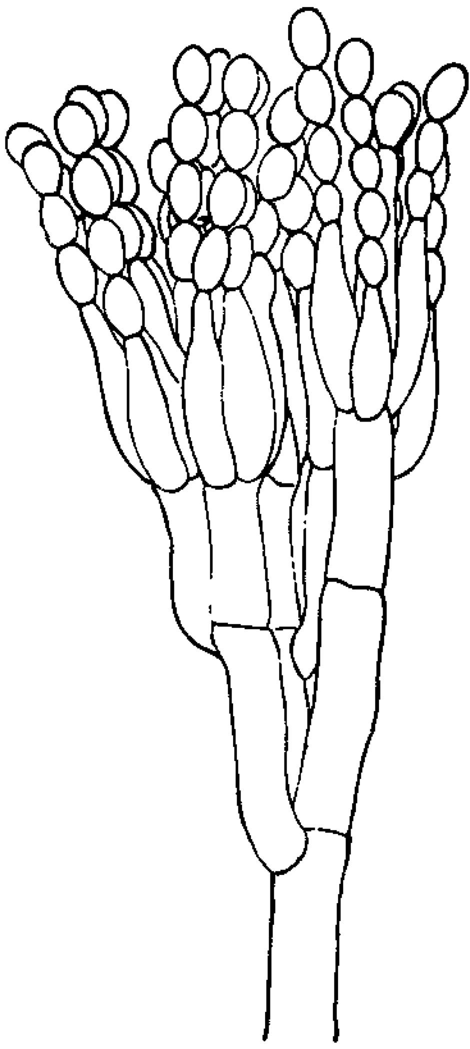


Рис. 121. *Penicillium*. Строение конидиеносца

Из-за этого произошло несколько крупных авиакатастроф. Соответственно в топливо стали добавлять специальные антисептики.

Некоторые эвроциевые вызывают тяжелые заболевания животных и человека — дерматомикозы (поражения кожи) и глубокие микозы (поражения внутренних органов). Микозы человека и животных могут вызываться и представителями формальных родов *Aspergillus* и *Penicillium*. Наиболее распространены и вредоносны аспергиллёзы — поражения некоторыми аспергиллами (например, *A. fumigatus*). Эвроциевые могут быть и продуцентами отравляющих веществ — токсинов. Так, *A. flavus*, часто развивающийся на плодах арахиса и различных кормах, образует афлатоксин — сильный яд, вызывающий тяжелые поражения печени. Он подавляет синтез ДНК и митоз, стимулирует развитие гигантских клеток и обладает канцерогенными свойствами.

Некоторые пенициллы поражают плоды (особенно цитрусовые) при хранении.

Ряд видов широко используется в производстве антибиотиков (пенициллина, гризеофульвина, фумагиллина и др.), органических кислот (лимонной, фумаровой, глюконовой и др.), ферментов (протеиназ, амилаз и др.). Особое значение имеет гриб *Penicillium chrysogenum* — продуцент пенициллина. Именно на этом виде в 1929 г. А.Флемингом было открыто явление подавления роста бактерий грибом*, что положило начало эры изучения и применения антибиотиков. Пенициллин и до сих пор остается одним из основных антибиотиков, применяемых в медицине.

Пенициллы и аспергиллы также широко используются в производстве органических кислот (например, лимонной) и ферментов (протеиназ, амилаз и др.).

Гриб *Emericella nidulans*, чаще встречающийся в конидиальной стадии — *Aspergillus nidulans*, послужил тем объектом, на котором был открыт и впервые детально изучен парасексуальный процесс у грибов. Этот вид и поныне широко используется в разнообразных генетических исследованиях.

Порядок онигеновые — Onygenales

У онигеновых небольшие шаровидные клейстотеции с перидием различной степени плотности располагаются на короткой ножке или сидячие. Сумки могут развиваться и свободно на мицелии.

Сумки имеют форму от округлой до овальной. Форма и окраска аскоспор самая разнообразная. При их созревании оболочка сумок разрушается, так что

* А.Флеминг указывал вид гриба, с которым он имел дело, как *P. notatum*. В настоящее время считается, что *P. notatum* и *P. chrysogenum* — один вид, для которого должно быть сохранено второе название.

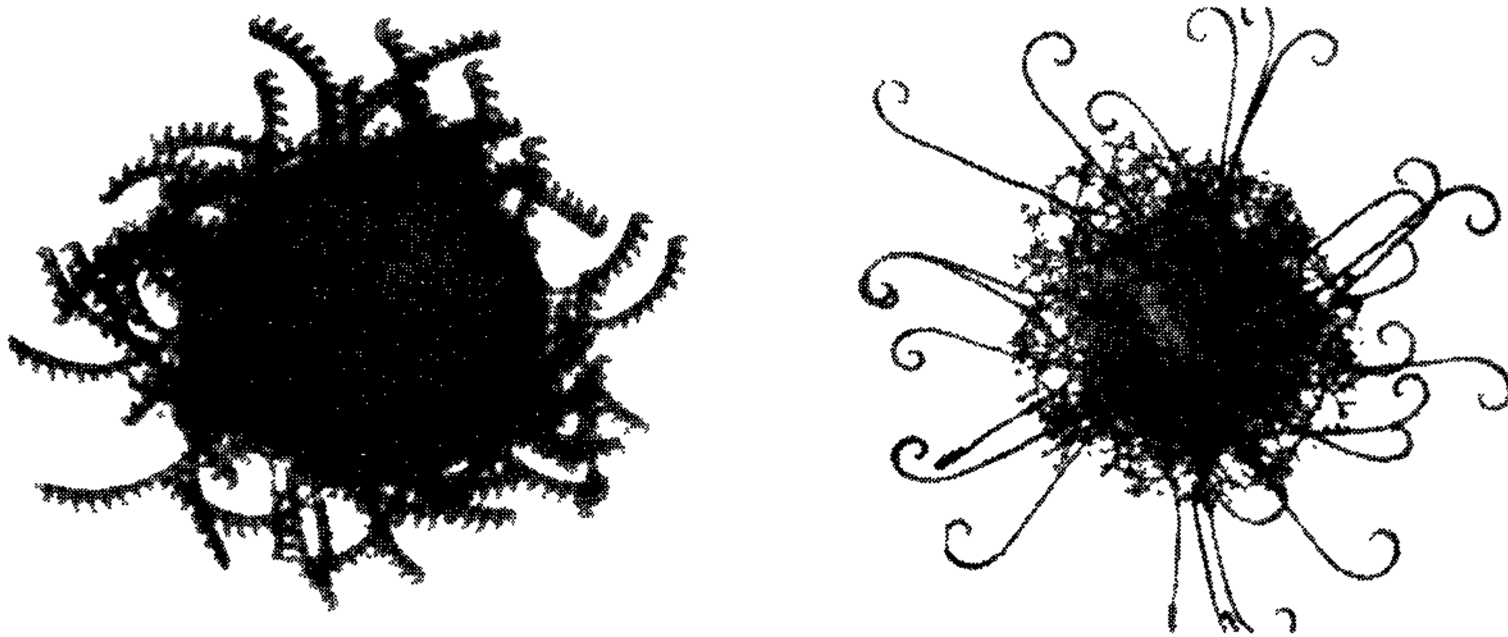


Рис. 122. Порядок Onygenales. Внешний вид плодовых тел (C.J.Alexopoulos et al., 1996)

споры свободно располагаются внутри полости плодового тела в виде порошкообразной массы. Клейстотеции могут иметь характерного облика придатки (рис. 122).

Конидии образуются по довольно редкому типу: они отделяются *рексолитически*, т.е. за счет разрушения клетки, расположенной ниже перегородки конидии.

Большинство видов — кератинофилы. Они обладают способностью разлагать кератин — белковый компонент кожи, волос, ногтей, рогов, копыт, перьев (такой способностью представители других групп грибов не обладают).

Хотя многие виды этого порядка — сапротрофы, некоторые представители Onygenales — опасные возбудители дерматомикозов («грибковых» заболеваний кожи), особенно виды ***рода Ajellomyces***. Так, *A. dermatidis* вызывает бластомикоз (название — по дрожжевидной анаморфе *Blastomyces dermatidis*). Гриб поражает кожу, а при вдыхании спор может развиваться поражение кожи, напоминающее туберкулез. Помимо человека бластомикозом часто страдают собаки. Неоднократно он отмечался на псарнях, где содержались своры охотничьих собак.

A. capsulatus — возбудитель гистоплазмоза (название — по анаморфе *Histoplasma capsulatum*). Чаще всего заболевание проявляется в виде легочной инфекции, однако у некоторых лиц, особенно тех, у кого ослаблен иммунитет, могут поражаться также другие органы и кости.

Класс сордариомицеты — Sordariomycetes

Сордариомицеты соответствуют группе пиреномицетов в наиболее узком смысле. В их плодовых телах, перитециях, располагается пучок или слой унитуникатных сумок (очень редко плодовые тела замкнутые).

Порядок сордариевые — Sordariales

У видов этого порядка плодовые тела — преимущественно типичные грушевидные перитеции с хорошо развитым перидием, обычно темного цвета, пленчатым, кожистым или твердым; реже перитеции светлоокрашенные и довольно мягкие. Могут быть и замкнутые плодовые тела (формально клейстотеции), по общему строению (если не считать отсутствия выводного отвер-

стия) соответствующие перитецию других сордариевых. Иногда плодовые тела погружены в рыхлое сплетение гиф (subiculum), в котором некоторые авторы видят прообраз стромы. Сумки, образующиеся пучками от основания плодового тела, имеют форму от яйцевидной до цилиндрической. Обычно они с тонким светопреломляющим кольцом. Стерильные элементы центра перитеция могут быть представлены как рано исчезающими парафизами, так и псевдопаренхимой.

Аскоспоры могут быть от бесцветных (гиалиновых) до темных, обычно одноклеточные или двуклеточные, по-разному орнаментированные. Они могут иметь слизистую обвертку или слизистые придатки. В целом, эволюция в этом порядке шла по пути усовершенствования половых спороношений, но у некоторых представителей известны анаморфы с фиалогенным типом образования конидий; правда, для некоторых из них установлено, что конидии выполняют функцию спермациев. Большинство видов — сапротрофы на субстратах, содержащих целлюлозу: помете животных, древесине, почве.

У многих представителей этого порядка сумки многоспоровые. Увеличение числа спор в сумке свыше обычного (8) до 1 000 и более — следствие увеличения числа постмейотических митозов. Эти различия в числе спор часто наблюдаются у близкородственных видов. Бывают случаи, когда число спор, наоборот, меньше 8. Наличие четырех спор в сумке может здесь свидетельствовать как об отсутствии постмейотического мейоза, так и о том, что в каждую спору поступает по два ядра.

Род Chaetomium объединяет одни из самых примитивных видов порядка. Перитеции покрыты волосками (рис. 123), форма которых в пределах этого рода служит видовым диагностическим признаком. Оболочки их булавовидных сумок, имеющие равную толщину, быстро разрушаются, и зрелый перитеций наполнен массой аскоспор. Представители рода — широко распространенные сапротрофы на различных субстратах, в том числе на навозе. На растительных остатках и в почве они играют существенную роль в разложении растительного опада. Некоторые из них активно разрушают клееные конструкции (например, фанеру), древесину, бумагу.

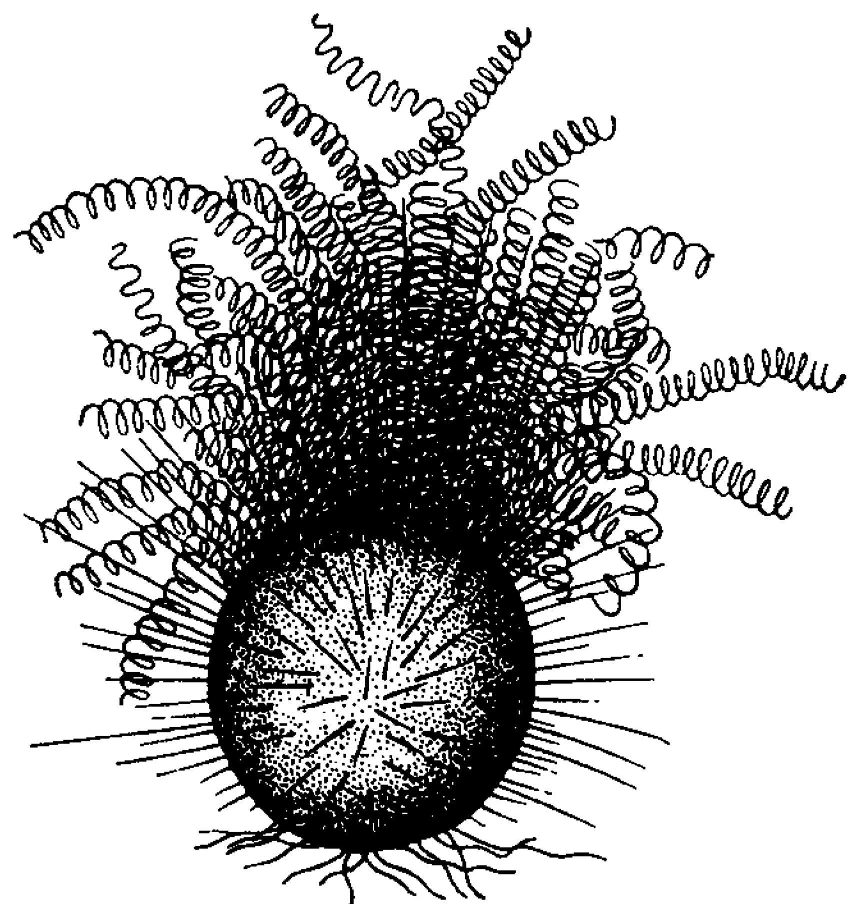


Рис. 123. *Chaetomium*. Перитеций

Высказывались мнения о возможной принадлежности рода *Chaetomium* к другим порядкам, однако данные молекулярной биологии подтвердили правомерность «классического» отнесения его к Sordariales.

Виды ***рода Sordaria*** — копрофилы. Их одиночные перитеции (рис. 124, *А*) имеют тонкий пленчатый перидий бурого цвета. Парафизы имеются, но рано разрушаются, так что зрелый перитеций содержит только сумки. Аскоспоры темные, со слизистой обверткой (рис. 124, *Г*). Наиболее распространенный вид этого рода — *S. fimicola* — конидиального спороношения не образует и размножается только аскоспорами. Суженная верхняя часть перидия (носик) положительно фототропична (как спорангиеносец *Pilo-*

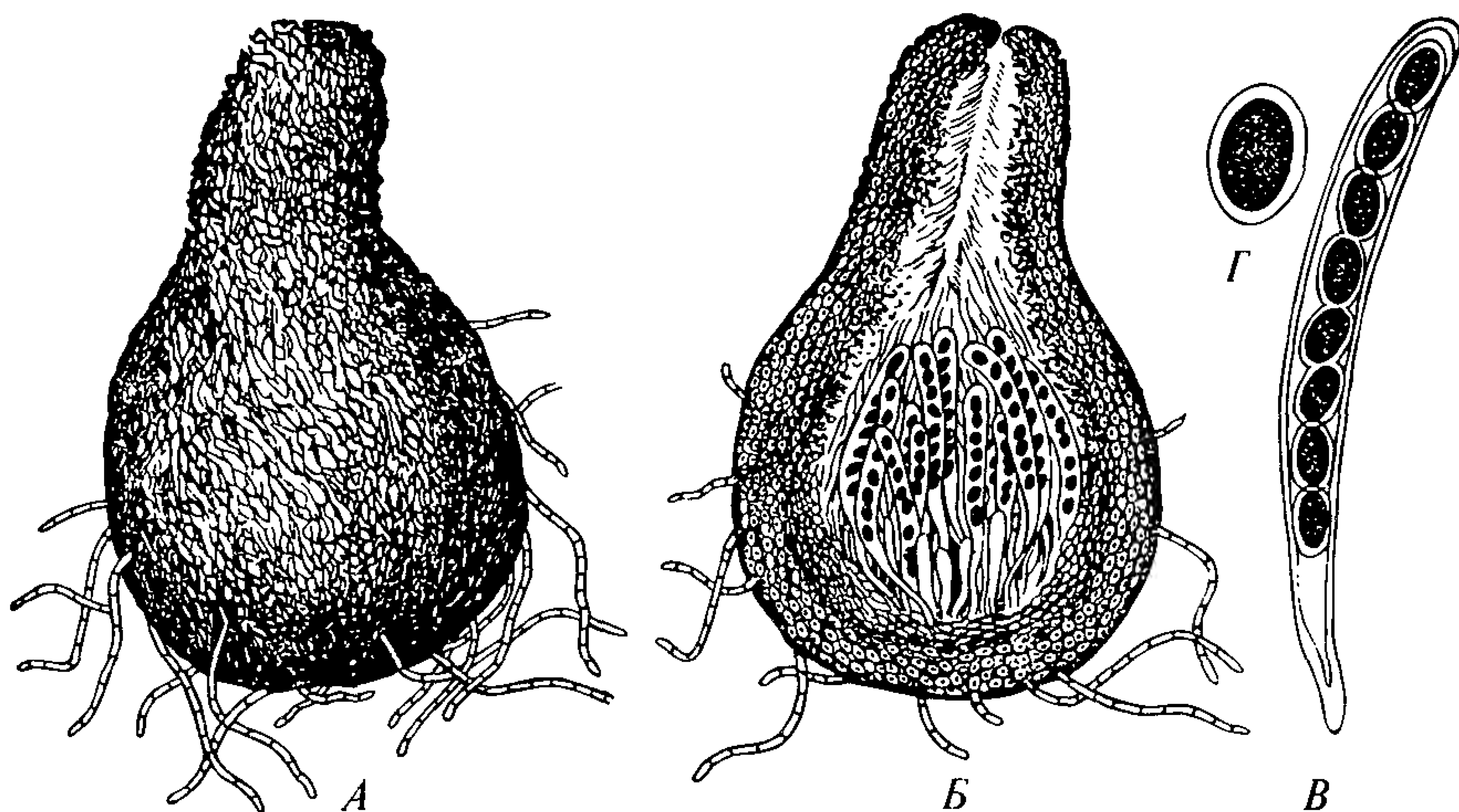


Рис. 124. *Sordaria*. Перитеций (в разном масштабе):
А — внешний вид; *Б* — разрез; *В* — сумка; *Г* — аскоспора

bolus), что обеспечивает выбрасывание спор в сторону света, т.е. свободного пространства. Вылетев из перитеция, споры благодаря слизистым обверткам прилипают к траве, попадают с ней в пищеварительную систему травоядных животных, а затем прорастают на их помете.

Представители рода хорошо растут в культуре на питательных средах и могут образовывать при этом многочисленные перитеции, поэтому они служат очень удобным объектом для общего знакомства с порядком сордариевых и классом сордариомицетов в целом. Широко используют их для изучения физиологии и генетики аскомицетов. В частности, *Sordaria* — очень удобный объект для генетических исследований. Аскоспоры у видов этого рода крупные и расположены в сумке в один ряд. Их легко можно извлечь с помощью микроманипулятора. Получены мутанты с аскоспорами разного цвета, используемые для скрещивания и последующего генетического анализа.

Грибы ***рода Neurospora*** в отличие от большинства Sordariales чаще встречаются в конидиальной стадии. Перитеции светлые, что также нетипично для данного порядка.

N. crassa — гетероталличный вид. На его мицелии образуются архикарпы, окруженные стерильными гифами. От аскогона отходят длинные ветвящиеся гифы («поисковые гифы»), функционирующие как трихогина. При встрече с конидией или вегетативной гифой совместимого типа происходит оплодотворение.

Этот вид, как и виды ***рода Sordaria***, чрезвычайно широко используется в генетических исследованиях. Его даже называют «дрозофилой мира грибов». Именно на нем был особенно успешно применен тетрадный анализ, т.е. анализ, проводимый по гаплоидным продуктам мейоза, что дает возможность анализировать гаплоидные особи, развивающиеся из аскоспор. Метод впервые позволил непосредственно доказать, что менделевское расщепление представляет собой по сути не статистическую, а биологическую закономерность. С его

помощью были определены результаты кроссинговера непосредственно по гаплоидным продуктам мейоза, что необходимо для доказательства соответствия рекомбинантных зигот кроссинговерным гаметам.

Для генетических исследований использовали и другой вид этого рода — *N. sitophila.* Однако он оказался настоящим бичом лабораторий, так как благодаря легко разносимым конидиям и быстрому росту может моментально распространяться по помещениям, заражая культуры и срывая опыты. Поэтому пришлось не только отказаться от экспериментирования с ним, но и принимать против него самые серьезные карантинные меры. Гриб нередко выделяется из почвы, поэтому в лабораториях, где имеют дело с почвой, опасность его появления особенно велика. Если этот «злостный сорняк» обнаруживается, временно прекращаются работы, посуду и помещения повергают специальной обработке и т.д.

У видов ***рода Podospora*** перитеции грушевидные, кожистые, снаружи шерстистые, могут иметь щетинки вокруг выводного отверстия. Споры со слизистыми придатками в виде хвостов, а общая слизистая обвертка обычно отсутствует. Как и сордарии, эти грибы часто встречаются на помете травоядных животных. В генетических исследованиях широко используется *P. pauciseta.* Сумки этого вида содержат по 4 аскоспоры, каждая из которых с двумя ядрами. У большинства таких спор ядра имеют разный половой знак (+ и –), так что развивается гетерокариотичный мицелий. Реже развивающийся из спор мицелий имеет какой-либо один половой знак.

Порядок офиостомовые — Ophiostomatales

Плодовые тела у офиостомовых — перитеции, и только у одного рода они замкнутые. Часто их вершина вытянута в длинный «хоботок». Ни парафиз, ни перифиз нет. Сумки имеют форму от округлой до овальной. Они образуются пучком на дне перитециев. Их оболочка быстро лизируется, и зрелые перитеции содержат массу спор, погруженную в слизь. При набухании слизи аскоспоры вместе с ней выходят наружу. У некоторых видов преобладают конидиальные спороношения типа *Graphium*, *Sporothrix*, *Leptographium* и некоторые другие.

Многие представители порядка ассоциированы с жуками-короедами из семейств Scolytidae и Platypodidae. Жуки могут служить переносчиками спор или частей мицелия. В большинстве случаев виды, ассоциированные с жуками, — сапротрофы; лишь немногие — паразиты деревьев, главным образом, хвойных. Однако наибольшее значение в природе имеют виды, поражающие вязы — ***Ophiostoma ulmi*** и ***O. novo-ulmi***.

До 1991 г. они считались одним видом, и в настоящее время не всегда можно решить, о каком из них шла речь в прошлом. Болезнь, вызываемая обоими видами, носит название «голландская болезнь вяза». Симптомы поражения сходны в обоих случаях. Листья внезапно желтеют и увядают, а концы ветвей усыхают. Пораженные ветви с желтыми листьями могут четко выделяться на зеленом фоне кроны (симптом «желтого флага»). При сильном поражении все дерево может погибнуть за несколько дней. На срезах пораженных ветвей хорошо заметно потемнение сосудов. Инфекция распространяется жуками-заболонниками и в их отсутствие, по-видимому, передаваться от одного дерева к другому не может.

Весной под корой больных деревьев развиваются коремии анаморфы — *Graphium ulmi*; соответственно саму болезнь иногда называют графиоз. Конидии переносятся жуками: в Европе это *Scolytus scolytus*, а в Америке также *Hylurogopinus multistriatus*. Имеется и еще одна анаморфа — типа *Sporothrix*, отличающаяся непосредственным образованием конидий от мицелия. Она служит для распространения гриба по сосудам ксилемы во время весеннего сокодвижения, как и встречающаяся еще дрожжевидная стадия. Перитеции образуются в трещинах коры и ходах жуков, но они менее обильны, чем коремии. И конидии, и аскоспоры погружены в слизь, что облегчает их распространение. Страдают больше крупнолистные вязы, а мелколистные поражаются меньше. Поэтому, например, в Австрии, где растут преимущественно мелколистные виды вязов, графиоз встречается значительно реже.

Впервые голландская болезнь, вызываемая *O. ulmi*, была отмечена в Нидерландах (откуда название) в 1918 г. Предполагалось, что она была завезена из юго-восточной Азии китайскими рабочими, которых во время Первой мировой войны нанимали для земельных работ при строительстве оборонительных сооружений на Западном фронте. Грибом могли быть заражены вязовые прутья корзин, в которых рабочие перевозили свои вещи. В пользу этой гипотезы говорит относительная устойчивость азиатских вязов к голландской болезни, однако она не считается окончательно доказанной. Болезнь быстро распространилась по Европе, где первоначально гриб встречался только в конидиальной стадии, а телеоморфа была отмечена только через 10 лет. Оттуда гриб попал в юго-западную Азию и Северную Америку. К 1940 г. поражение вязов *O. ulmi* в Европе практически сошло на нет, но продолжало проявляться в Северной Америке.

Следующая пандемия голландской болезни, которая раньше приписывалась тому же виду, была вызвана уже *O. novo-ulmi*. Она, по-видимому, началась в Румынии и на Украине в 1940-е гг. и вскоре перекинулась на Северную Америку. Этот патоген более агрессивен; для него характерно обильное образование токсина увядания — цератоульмина. Новая пандемия охватила примерно те же территории, что и предыдущая. Особенный урон она нанесла в Великобритании, где вязы всегда были национальной гордостью. Во многих графствах они погибли полностью.

Порядок диапортовые — Diaporthales

Плодовые тела диапортовых — перитеции, образующиеся на мертвом и живом растительном материале. Они одиночные или чаще погружены в строму, в образовании которой могут участвовать растительные ткани. Различают два типа стромы. Диатрипоидная строма сложена только из гиф гриба, а вальсоидная строма представляет собой пронизанный мицелием гриба полуразрушенный субстрат (кору или древесину), в котором образуются перитеции. Перитеции и стромы бурые или черные. Архикарпы развиваются внутри псевдопаренхимы, но сумки при созревании вместе с парафизами вырастают над этой псевдопаренхимой, которая сохраняется. Парафизы довольно рано исчезают, так что в зрелом перитеции они всегда отсутствуют. Шейка перитеция выстлана перифизами. У многих видов сумки имеют короткую ножку, лизирующуюся при их созревании, в зрелом перитеции сумки оказываются

лежащими в слизи внутри его полости и затем целиком выходят наружу. Аскоспоры, от гиалиновых до бурых, имеют одну или большее число перегородок. Имеются анаморфы, многие из которых представлены пикнидами.

Диапортовые — сапротрофы и паразиты, в том числе некоторые важные патогены растений. Как и у большинства других аскомицетов, паразитирующих на растениях, анаморфы паразитических диапортовых образуются на живом растении, а телеоморфы — после гибели растения или его частей на мертвом субстрате.

Род Diaporthe характеризуется диатрипоидной стромой и конидиальной стадией типа *Phomopsis*, также представляющей собой строму, но с погруженными в них пикнидами. Виды этого рода — преимущественно сапротрофы, но есть среди них и опасные паразиты, в том числе экономически важные виды. Так, *D. citri* вызывает меланоз цитрусовых, *D. vexans* — гниль плодов баклажана, а *D. phaseolorum* поражает сою и другие бобовые. *D. perniciosa* вызывает рак плодовых деревьев и бурую гниль плодов.

У видов ***рода Gnomonia*** стромы не развиваются, а перитеции погружены в субстрат и имеют длинные, выступающие наружу носики (шейки), служащие для выхода созревших сумок и аскоспор. Сумки имеют утолщенную вершину, через которую проходит канал для выхода аскоспор и которая имеет небольшое светопреломляющее кольцо. Многие виды этого рода — возбудители заболеваний растений, наносящих большой экономический ущерб человеку. Так, например, *G. leptostyla* вызывает антракноз (сухую гниль) грецкого ореха, поражая плоды, листья и молодые ветви.

Род Gaeumannomyces отличается от других родов порядка нитевидными аскоспорами со многими перегородками, привязанностью к корням растения-хозяина, очень сильно им поражаемым, хорошо развитыми апрессориями (их можно трактовать как гифоподии) и гифомицетными анаморфами типа фиалофора (*Phialophora*).

G. graminis вызывает крайне опасную болезнь злаков, в том числе пшеницы, ячменя, риса и овса, а также некоторых дикорастущих видов. У пораженных растений темнеют и загнивают корни, чернеет основание стеблей. Больные растения плохо кустятся, стебли отмирают. Зерно становится щуплым, а при сильном поражении не образуется вообще. Гриб может жить как сапротроф в почве и на растительных остатках, особенно при низком содержании азота в почве.

Раньше этот вид ошибочно относили к роду *Ophiobolus*, в связи с чем вызываемую им болезнь и поныне обычно называют офиоболёзной корневой гнилью.

Род Magnaporthe отличается аскоспорами с тремя перегородками, причем крайние клетки гиалиновые, а две средние — пигментированные. У наиболее значимого для человека в экономическом отношении вида *M. grisea* телеоморфа встречается редко, он существует почти исключительно в конидиальной стадии, называемой *Pyricularia oryzae*. Соответственно и вызываемая им болезнь носит название пирикуляриоз. Гриб поражает многие злаки, но наибольший вред во всем мире приносит пирикуляриоз риса. Конидиальная стадия этого гриба характеризуется тем, что бесцветные или слегка коричневатые конидии с двумя перегородками и придатком образуются группами на вершине симподиально ветвящихся конидиеносцев. Гриб образует мощные

апрессории, способные развивать очень высокое давление и давать начало инфекционным выростам, прободающим даже очень прочные клеточные стенки растений-хозяев.

При заражении растений на ранних фазах их развития поражаются только листья, которые покрываются светло-серыми пятнами и при сильном поражении отмирают. Если заражение происходит перед выметанием метелок, поражаются преимущественно узлы стебля (поэтому пирикуляриоз называют еще «гниль узла метелки риса»), а при заражении на еще более поздних фазах — все части метелок и колосковые чешуи. В патогенезе участвует неспецифичный токсин пирикулярин.

Гриб может жить и в сапротрофных условиях. Его развитию в этом случае, как и интенсивности поражения при паразитировании, способствует низкое содержание азота в почве.

M. grisea стал объектом интенсивных экспериментальных исследований в области молекулярной биологии, генетики и цитологии паразитизма.

Для ***рода Cryphonectria*** характерны перитеции, глубоко погруженные в хорошо развитую строму и имеющие длинные шейки, заканчивающиеся выводным отверстием. Сумки булавовидные. Аскоспоры двуклеточные, с 1—4 ядрами в каждой клетке.

C. parasitica — возбудитель рака коры настоящего каштана (раньше этот вид относили к роду *Endothia*, и до сих пор он гораздо более известен как *E. parasitica*). Поражаются ствол и ветви. Мицелий гриба распространяется в камбии, вызывая гипертрофию тканей: стволы и ветви утолщаются, появляются опухоли. Все пораженные части дерева отмирают. Гриб сначала образует анаморфу — пикниды в стромах с конидиями, выходящими в слизистых шнурах. Затем верхняя часть стромы с пикнидами разрушается, а в ее нижней части развиваются перитеции с очень длинными носиками (рис. 125). Кора на пораженных деревьях отмирает и опадает.

Рак коры каштана, как и рассмотренная выше голландская болезнь вязов, — наглядный пример миграции фитопатогенных организмов. Первоначально гриб обитал только в Китае и Японии на местных каштанах и существенного ущерба им не наносил. В 1904 г. он был впервые отмечен в США. Это было связано с тем, что в конце XIX — начале XX вв. в Америку широко ввозился посадочный материал каштанов из Японии. Ущерб, нанесенный американскому каштану *Castanea dentata* — ценнейшей породе, используемой для получения древесины, таннинов, орехов и в декоративных целях,

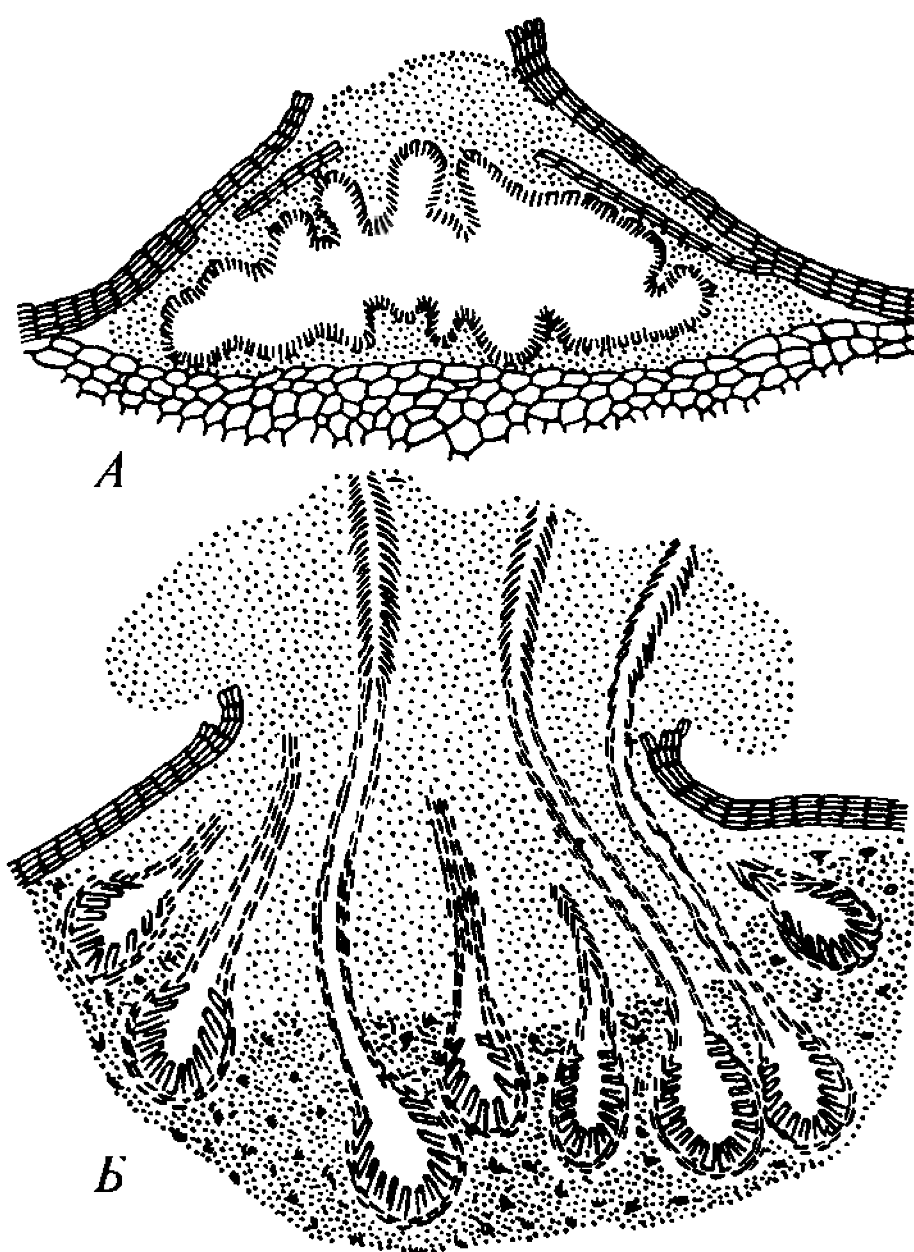


Рис. 125. *Cryphonectria parasitrica* (*Endothia parasitica*):

А — строма с пикнидой; *Б* — строма с перитециями

был колоссальным: практически все взрослые деревья погибли. Затем болезнь перекинулась на юг Европы. В 1938 г. она была обнаружена в Италии и там также очень быстро распространилась, так что вид каштан посевной (*Castanea sativa*), ввезенный в Европу еще римлянами, оказался под угрозой полного исчезновения.

Снижению поражения каштанов в Европе в настоящее время способствует вирус, заражающий гриб и подавляющий его вирулентность.

Порядок ксиляриевые — Xylariales

В порядке ксиляриевых могут быть самые разные варианты телеоморф. В основном здесь образуются темные перитеции с кожистым или твердым перидием. Как исключение встречаются замкнутые плодовые тела. У многих представителей плодовые тела погружены в строму различного строения. Сумки от почти округлых до булавовидных или чаще всего цилиндрических, обычно с апикальным кольцом, выглядящим иногда как стопка колец. Кольцо может быть амилоидным: это проявляется в том, что оно синеет от йода. Сумки располагаются внутри перитеция в виде слоя, чередуясь с парафизами, идущими от дна и с боков его полости. При развитии сумок парафизы часто лизируются. Аскоспоры гиалиновые или темные, состоящие из одной или нескольких клеток; они могут иметь проростковые щели (трещины). В шейке перитеция, как правило, имеются перифизы.

Анаморфы, если имеются, отличаются, главным образом, голобластическим конидиогенезом: новая конидия образуется на том же месте, что и предыдущая, или рядом.

Род Hypoxylon (рис. 126) объединяет формы с шаровидными или подушковидными стромами и темными, относительно гладкостенными аскоспорами с проростковыми щелями и без придатков. Стромы деревянистые по консистенции, обычно располагающиеся группами и частично сливающиеся между собой. Эти грибы — сапротрофы на древесине или паразиты на ослабленных

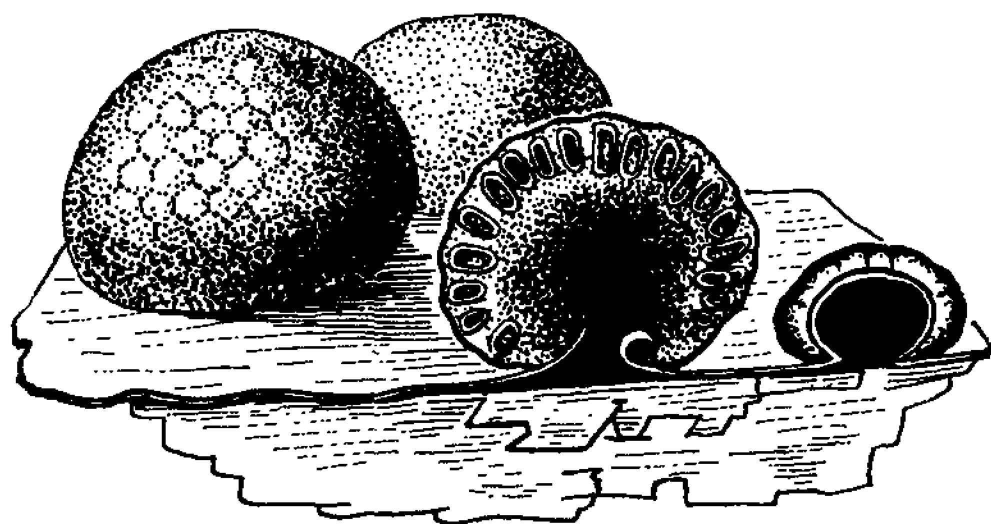


Рис. 126. *Hypoxylon*. Внешний вид стромы (справа — незрелая и зрелая стромы в разрезе)

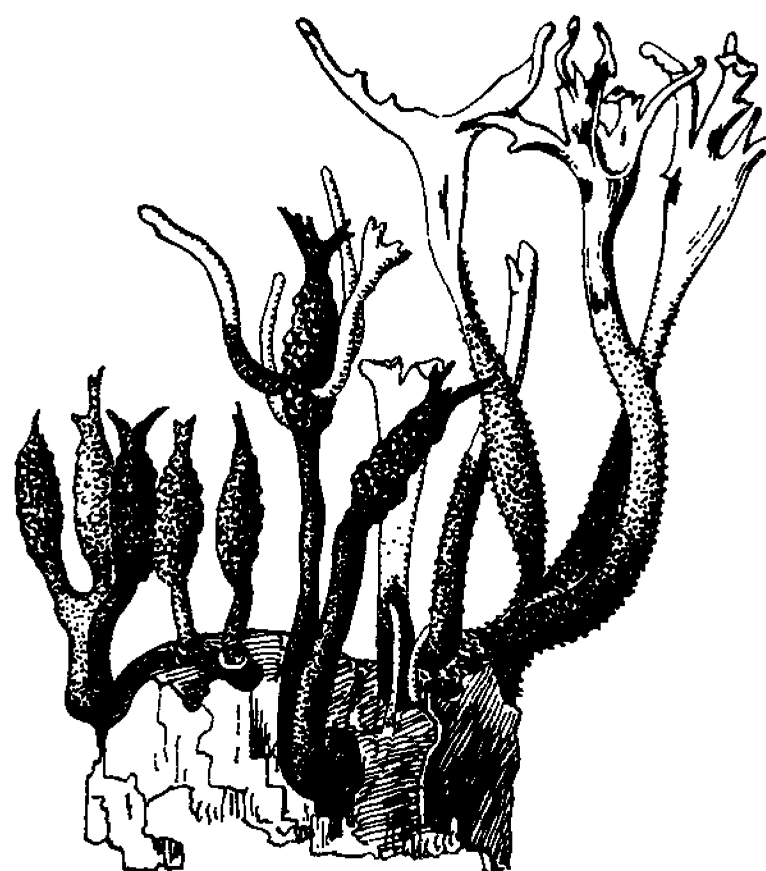


Рис. 127. *Xylaria*. Внешний вид стромы

деревьях, они могут жить и после гибели хозяина (напоминая в этом плане многие трутовики).

Представители ***рода Xylaria*** (рис. 127) имеют хорошо дифференцированные стромы — булавовидные или ветвящиеся наподобие оленьих рогов. На них развивается сначала конидиальная стадия, а потом перитеции. Экология у них примерно та же, что и у видов предыдущего рода.

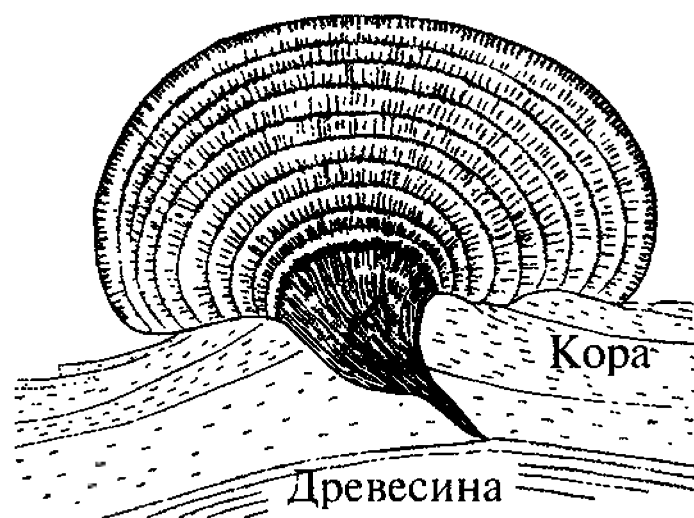


Рис. 128. *Daldinia concentrica*. Разрез через строму (Ц. Ингольд, 1957)

Род *Daldinia* отличается крупными, черными, полушаровидными стромами, у которых на срезе видны концентрические зоны наподобие годичных колец дерева (иногда виды этого рода ошибочно принимают за трутовики). Наиболее обычный и широко распространенный вид *D. concentrica*, (рис. 128) развивается в России чаще всего на мертвых стволах молодых берез (особенно погибших после лесных пожаров). Интересно, что выбрасывание спор из многочисленных перитециев, расположенных по периферии стромы, зависит от запаса воды, имеющейся в строме. Даже в сухих условиях оно может продолжаться довольно долго. Так что *Daldinia* — суккулент, своего рода «кактус грибного мира».

Порядок гипокрейные — Hypocreales

Гипокрейные характеризуются мягкими или мясистыми стромами яркой или светлой окраски. В них погружены плодовые тела — у большинства видов это перитеции. Только у немногих представителей стромы нет, а перитеции, так же как и стромы у остальных гипокрейных, мягкие или мясистые, яркой или светлой окраски, образуются поодиночке или на рыхлом мицелиальном сплетении — субикулуме. Сумки различны по форме — от овальных до булавовидных и цилиндрических, обычно тонкостенные. Внутри плодовых тел наряду с сумками располагаются не обычные парафизы, а апикальные, или псевдопарафизы — стерильные гифы, врастающие в полость перитеция сверху. В зрелых перитециях они обычно разрушаются. Сумки имеют апикальную пору на более или менее утолщенной вершине. Они образуют единый слой по дну и бокам полости перитеция и вырастают вверх между растущими сверху вниз псевдопарафизами. Форма аскоспор варьирует от овальных до цилиндрических или нитевидных. Они могут быть одноклеточными или состоять из нескольких клеток. У некоторых представителей аскоспоры могут распадаться на фрагменты.

Конидии образуются на фиалидах. Конидиальная стадия нередко играет (как и у многих эвроциевых) более важную роль в воспроизведении и распространении видов, чем сумчатая. У некоторых видов она почти полностью или полностью заменяет сумчатую стадию. Количество анаморф часто бывает равно двум, например у видов с несовершенной стадией типа *Fusarium* с микро- и макроконидиями.

Многие виды ***рода Hypomyces*** не имеют стромы, лишь иногда встречается субикулум. Преимущественно это паразиты на плодовых телах базидиальных грибов. Например, *H. chrysospermum* нередко встречается на гимениальной поверхности болетусовых грибов.

Грибы ***рода Hypocrea*** обычно имеют распростертые, подушковидные или полушаровидные стромы светлой окраски. Перитеции располагаются в один ряд по их периферии. Аскоспоры, содержащиеся в узкоцилиндрических сумках, двуклеточные, в зрелости распадаются на отдельные клетки, так что сумки становятся фактически 16-споровыми. Анаморфы — гифомицеты типа *Trichoderma* и *Gliocladium*.

Виды этого рода — обычно сапротрофы на растительных остатках, мхах, старых плодовых телах трутовиков. Очень распространена *H. pulvinata*, образующая светло-желтые или зеленоватые стромы на плодовых телах некоторых трутовых грибов. *H. rufa* — телеоморфа широко распространенного в почве, на древесине, растительных остатках и различных материалах, содержащих целлюлозу, гифомицета *Trichoderma viride*. Ее подушковидные, красноватые, позднее красно-коричневые стромы могут быть сидячими или на короткой ножке, часто они сливаются группами (рис. 129).

Виды наиболее обширного (около 400 видов) и наиболее известного рода — ***Nectria*** — образуют перитеции на поверхности подушковидных стром. Аскоспоры одно- или двуклеточные, часто в форме лодочек. Эти грибы — отчасти сапротрофы, отчасти паразиты, с плодовыми телами как одиночными, так и на стромах. Конидиальные стадии (типа *Fusarium*, *Tubercularia*, *Acremonium*) представлены одиночными конидиеносцами или коремиями и т. п. У некоторых (например, *N. cinnabarina*) конидии образуются на особых ярко окрашенных стромах (в данном случае — *Tubercularia vulgaris*).

N. cinnabarina (рис. 130) — паразит или сапротроф на самых различных деревьях и кустарниках; может поселяться и на комнатных растениях. И бесполое, и половое спороношения развиваются на характерных стромах в виде подушечек. Весной образуется конидиальное спороношение (*Tubercularia vulgaris*) — подушечки оранжево-розового цвета. Сумчатое спороношение встречается значительно реже. В конце лета или осенью на тех же стромах или рядом

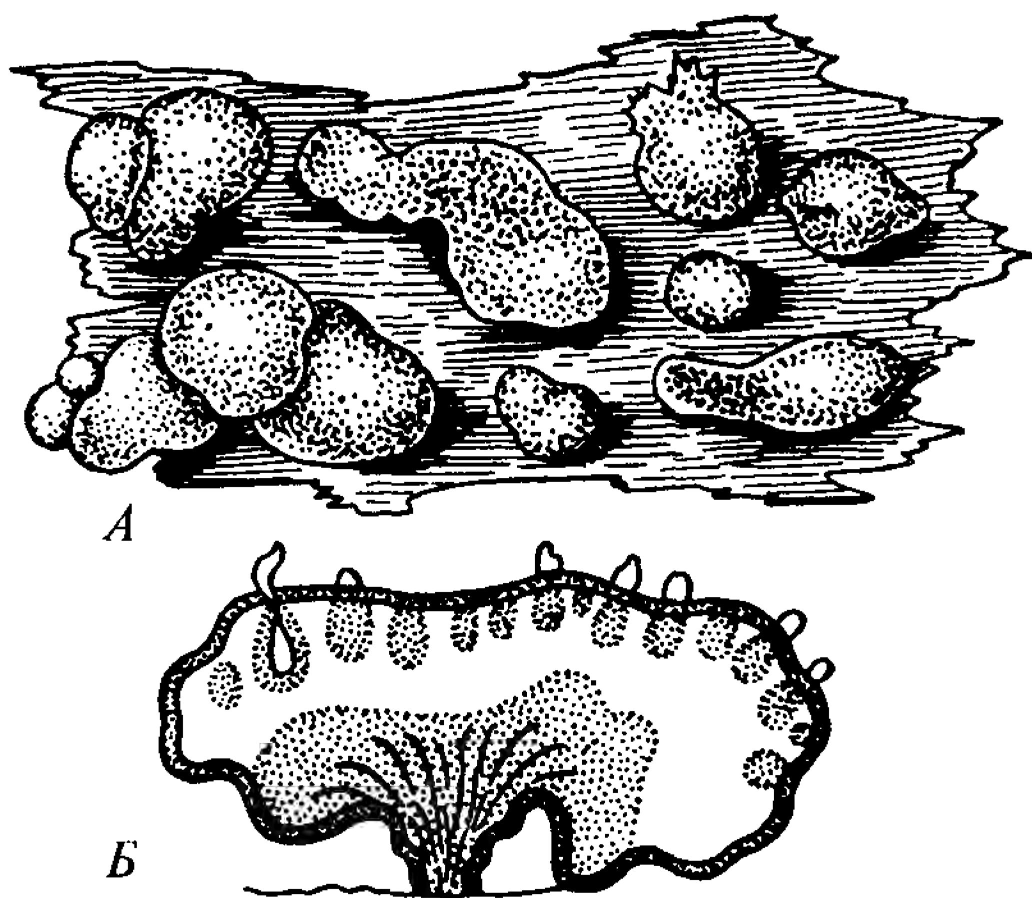


Рис. 129. *Hypocrea rufa*:
А — общий вид стром; *Б* — разрез стромы

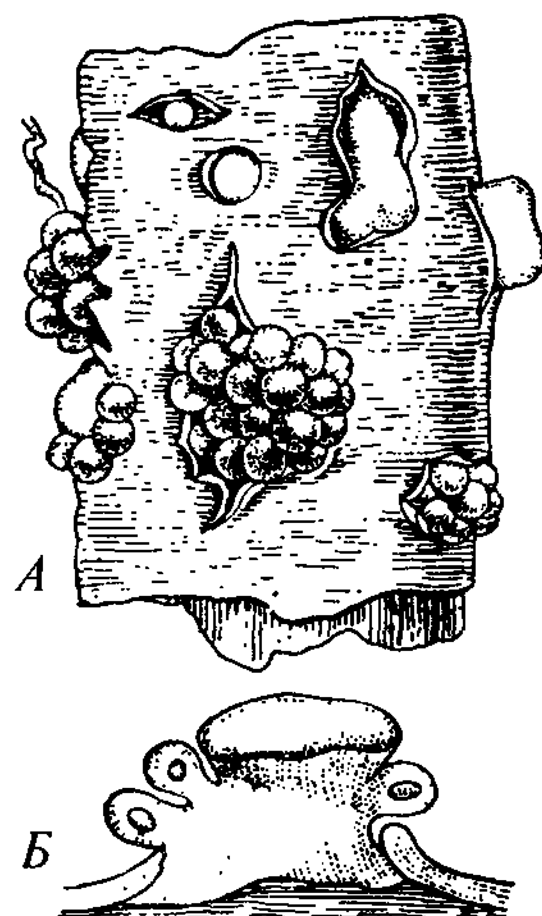
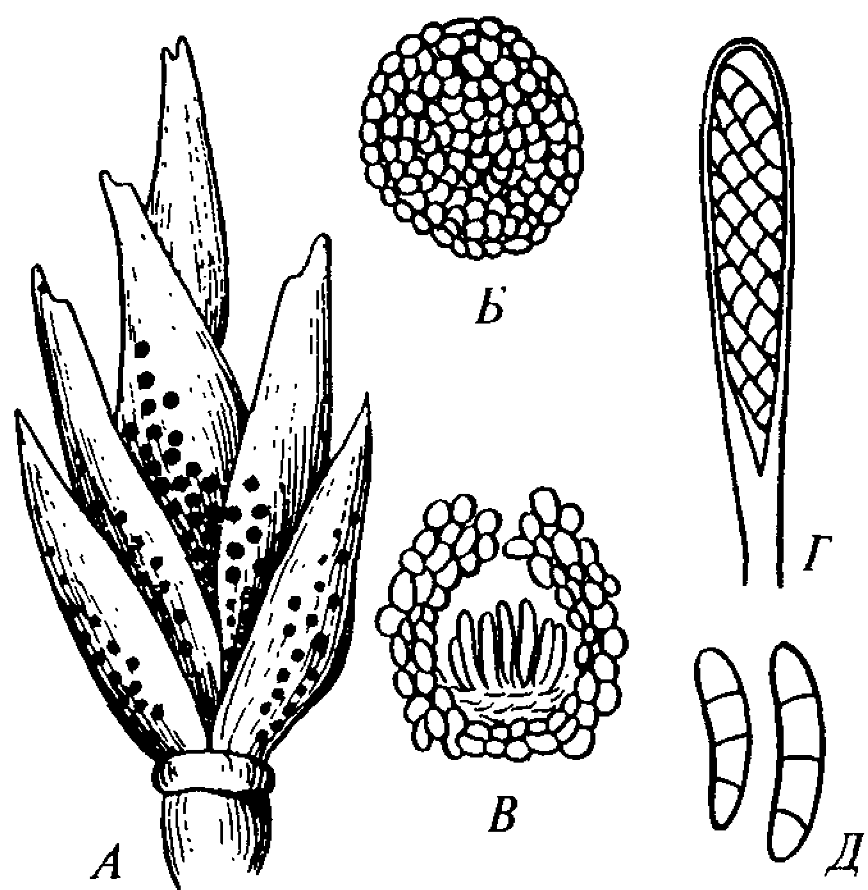


Рис. 130. *Nectria cinnabarina*:
А — внешний вид конидиальных стром и перитециев; *Б* — разрез через строму

Рис. 131. *Gibberella zeae*:

А — перитеции на колосках пшеницы; *Б* — внешний вид перитеция; *В* — разрез перитеция; *Г* — сумка; *Д* — аскоспоры



с ними развиваются темно-красные перитеции. Они закладываются большими группами по краям конидиальной стромы, у ее основания. С развитием перитециев стромы приобретают темно-красный цвет. *N. galligena* — опасный паразит многих плодовых деревьев, вызывающий незаживающие раны на стволах и ветвях (так называемый «рак плодовых»).

Для ***рода Gibberella*** характерны мягкие кожистые перитеции темно-синего, пурпурного или черно-коричневого до черного цвета. Аскоспоры веретеновидные, с одной перегородкой.

G. zeae (рис. 131) с анаморфой *Fusarium graminearum* вызывает красную гниль початков кукурузы. Она может развиваться также на других хлебных злаках, поражая всходы, корни, стебли и соцветия взрослых растений. Гриб вызывает серьезное заболевание пшеницы во влажных районах возделывания. Оно приводит не только к снижению урожая, но и к ухудшению качества зерна. Пораженное зерно содержит токсин, при употреблении в пищу вызывающий отравление: получаемый из него хлеб получил название «пьяного».

G. fujikuroi с анаморфой *Fusarium verticilloides* — паразит различных растений во влажных и теплых районах; может расти и сапротрофно. Вызывает одну из наиболее серьезных болезней риса — «болезнь дурных побегов», распространенную в Японии и некоторых других странах Азии. В пораженном растении гриб образует ростовые вещества — гиббереллины, и в результате у больных растений вытягиваются междоузлия и листья. При сильном поражении растения становятся хлоротичными и гибнут. Гиббереллины используют как стимуляторы удлинения клеток, индукторы развития бессемянных плодов и для некоторых других целей.

К Hypocreales относят в настоящее время и род ***Emericellopsis***. Плодовые тела у его представителей — шаровидные клейстотеции с тонким просвечивающим перидием. На основании облика плодовых тел данный род относили к Eurotiales. Тем не менее, другие признаки, такие, как наличие сходной анаморфы типа *Acremonium*, состав пигментов, характер паразитизма на других грибах (широко известного у Hypocreales, но оказавшегося в условиях эксперимента возможным и для некоторых видов *Emericellopsis*), говорили в пользу возможной близости этого рода к Hypocreales. Это подтвердилось при использовании методов молекулярной систематики.

Для видов *Emericellopsis* характерны коричневые аскоспоры с крыловидными придатками различных формы и размера.

Виды этого рода — обитатели почв в разных частях земного шара, часто сильно увлажненных. Некоторые из них — активные продуценты антибиотика цефалоспорина С, близкого по структуре и свойствам к пенициллинам, но

менее активного. Однако он может действовать на некоторые организмы, устойчивые к пенициллину, например на грамотрицательные бактерии. Полусинтетические цефалоспорины — цефалотин и цефалоридин — выпускаются промышленностью и используются в медицине.

Несколько особняком стоит **семейство спорыньевые (Clavicipitaceae)**, которое раньше обычно выделяли в самостоятельный порядок. Это достаточно хорошо отграниченная группа близко родственных форм с мясистой, окрашенной стромой. Сумки удлиненно-цилиндрические, с утолщением на вершине, пронзенным тонкой порой. Аскоспоры в них нитевидные, располагающиеся пучком. При созревании они могут распадаться на членики. Собственная оболочка перитеция часто очень слабо дифференцирована. Парафиз между сумками не образуется. Наблюдается эволюция стромы от простой, распростертой, до булавовидной или головчатой.

У видов ***рода Epichloe*** стромы распростертые. Они образуются на пораженных органах растений-хозяев, обычно на стеблях, часто окружая их в виде чехла. Сначала они светлые, потом приобретают более темную окраску, обычно оранжевую. Наиболее известный вид рода — *E. typhina*, вызывающий у разных злаков, особенно видов родов тимофеевка (*Phleum*) и ежа (*Dactylus*), так называемую «чехловидную болезнь» (рис. 132). Строма развивается на поверхности влагалища листа в виде чехла (отсюда название) сначала белого, а потом желто-оранжевого цвета. На строме первоначально образуются конидии, а потом (но в тот же сезон!) — перитеции.

Анаморфа *E. typhina* — *Neotyphodium typhinum*. Конидиальное спороношение такого же типа имеется у ряда других грибов, у которых сумчатая стадия не наблюдалась и которые обитают в тканях злаков, внешне никак себя не проявляя. Такие грибы называют эндофитами. *E. typhina* тоже может существовать как эндофит, внешне себя не проявляя. Эти грибы, не нанося явного ущерба злаку, могут приносить ему определенную пользу, так как зараженные растения меньше страдают от насекомых-вредителей. Для сельского хозяйства эндофиты представляют серьезную проблему, так как могут вызывать отравления (токсикозы) скота.

Наиболее развитые, хорошо дифференцированные стромы у представителей родов *Claviceps* и *Cordyceps*.

Виды ***рода Claviceps*** имеют стромы, состоящие из стерильной ножки и более или менее округлой фертильной части, в которую погружены перитеции (рис. 133).

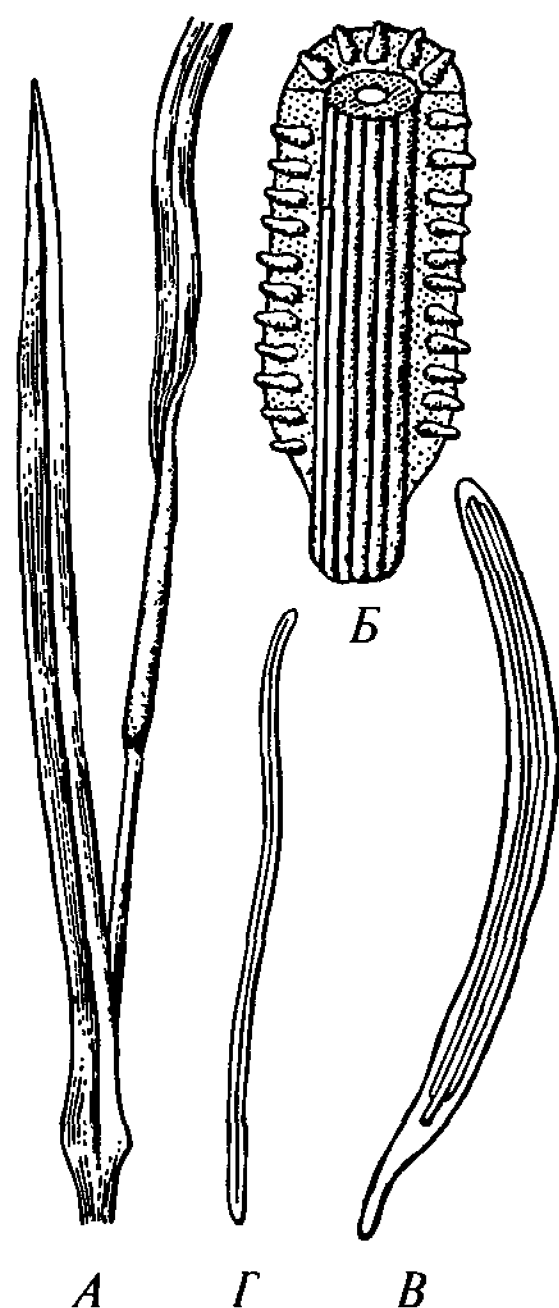
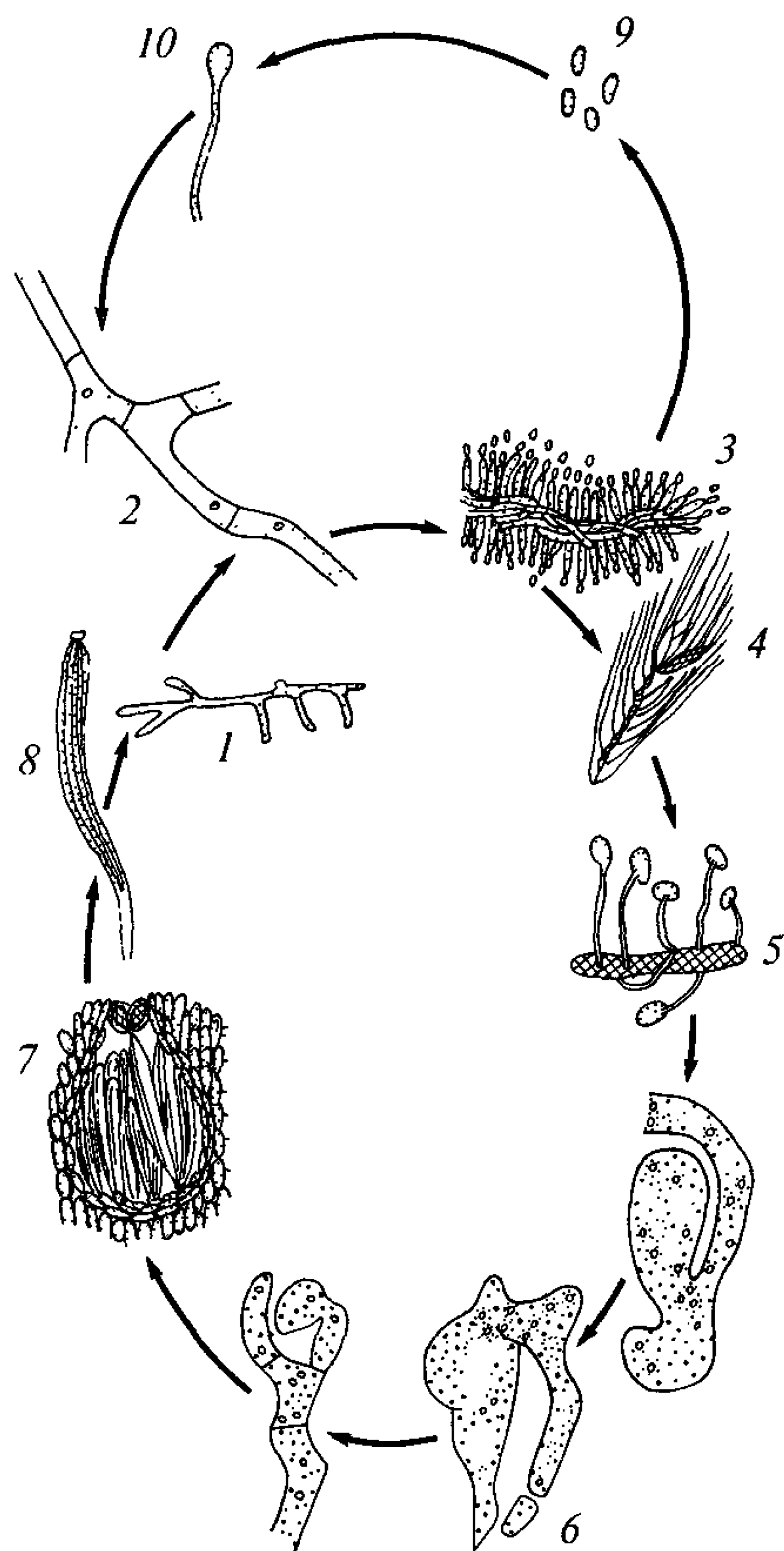


Рис. 132. *Epichloe typhina*:

А — внешний вид растения, пораженного «чехловидной болезнью»; *Б* — разрез стромы с перитециями; *В* — сумка с аскоспорами; *Г* — аскоспора

Рис. 133. *Claviceps purpurea*. Цикл развития:

1 — проросшая аскоспора; *2* — мицелий; *3* — конидиальное спороношение (*Sphacelia*); *4* — склероций; *5* — склероций, проросший стромами; *6* — половой процесс; *7* — перитеций с сумками; *8* — сумка с аскоспорами; *9, 10* — конидии



Из спорыньевых наиболее известен вид *C. purpurea*, вызывающий заболевание злаков, называемое спорыньей. Из хлебных злаков чаще всего поражается рожь. Во время цветения заражаются аскоспорами цветки. Мицелий проникает в нижнюю часть завязи, пронизывает ее своими гифами и вскоре образует конидиальное спороношение (типа *Sphacelia*). Короткие конидиеносцы, расположенные тесным слоем на складчатой внешней поверхности сплетения гиф и отделяющие бесцветные одноклеточные конидии, одновременно выделяют сахаристый сок, привлекающий насекомых (так называемая медвяная роса). Затем гифы сплетаются более плотно, образуя склероций с наружной поверхностью, окрашенной в черно-фиолетовый цвет. Склероций разрастается в нижней части и, достигая на ржи нескольких сантиметров в длину, высовывается из цветочных и кроющих чешуй наружу. На верхнем его конце можно иногда видеть остатки конидиального спороношения и остатки рыльца пестика. Созревшие склероции падают на землю и в почве зимуют. Следующей весной они прорастают, образуя каждый до 20—30 стром, состоящих из длинной светлой ножки и красноватой шаровидной головки на ее конце. Стромы берут начало из внутренних частей склероция и выходят, пробивая его наружные, темно-окрашенные слои. В головке в большом числе развиваются перитеции в виде овальных полостей без дифференцированной собственной оболочки, с узким отверстием на вершине. При заложении перитециев сначала формируются половые органы в виде ветвей одной и той же гифы. Между ними происходит копуляция.

Вид *C. purpurea* делится на несколько биологических форм, приспособленных к тому или иному кругу хозяев. Интересна одна из форм, паразитирующая на коротконожке (*Brachypodium*). Склероций ее прорастает весной, когда цветков коротконожки нет, и заражает аскоспорами бор развесистый (*Milium effusum*), развивая там конидиальные спороношения. Конидии заражают коротконожку — таким образом, здесь намечается разнохозяйственность (см. с. 250, ржавчинные грибы).

C. purpurea может расти и в искусственной культуре, где развиваются мицелий, конидиальные спороношения и иногда зачатки склероциев.



Рис. 134. *Cordyceps militaris*: псевдосклероций в теле гусеницы, проросший стромами

Попадание склероциев в зерно, а затем в муку может вызывать сильный токсикоз из-за наличия в них алкалоидов. Это явление — клавицепсотоксикоз, или эрготизм, — обусловлено тем, что алкалоиды *C. purpurea* вызывают сокращение гладкой мускулатуры и сосудов и действуют на нервную систему. Известны две формы болезни — гангренозная («антонов огонь») и конвульсивная («злые корчи»). В средние века этот токсикоз был широко распространен в Европе и уносил большое число жертв. В 1095 г. папа Урбан II основал орден св. Антония, в задачи которого входило лечение людей, страдающих эрготизмом (откуда первое название).

Алкалоиды *C. purpurea* используются в фармакологии, им присущи также наркотические свойства.

Виды ***рода Cordyceps*** (их насчитывается около 200) также имеют стромы, дифференцированные на ножку и фертильную часть, но последняя здесь обычно сильно вытянута в длину, так что вся строма выглядит булавовидной (рис. 134). Существуют и головчатые стромы, напоминающие стромы *Claviceps purpurea*, а также нитевидные и цилиндрические. Все виды рода — паразиты. Большинство их поражает насекомых, особенно личинок и куколок, но могут поражаться также нематоды или склероции видов *Claviceps*. Среди представителей рода *Cordyceps* известны и паразиты на грибах, имеющих подземные плодовые тела, из рода *Elaphomyces*. Это, в частности, *C. ophioglossoides* с крупными стромами (рис. 135). Пронизывая тело жертв, такие грибы мумифицируют их, образуя ложный склероций (псевдосклероций).

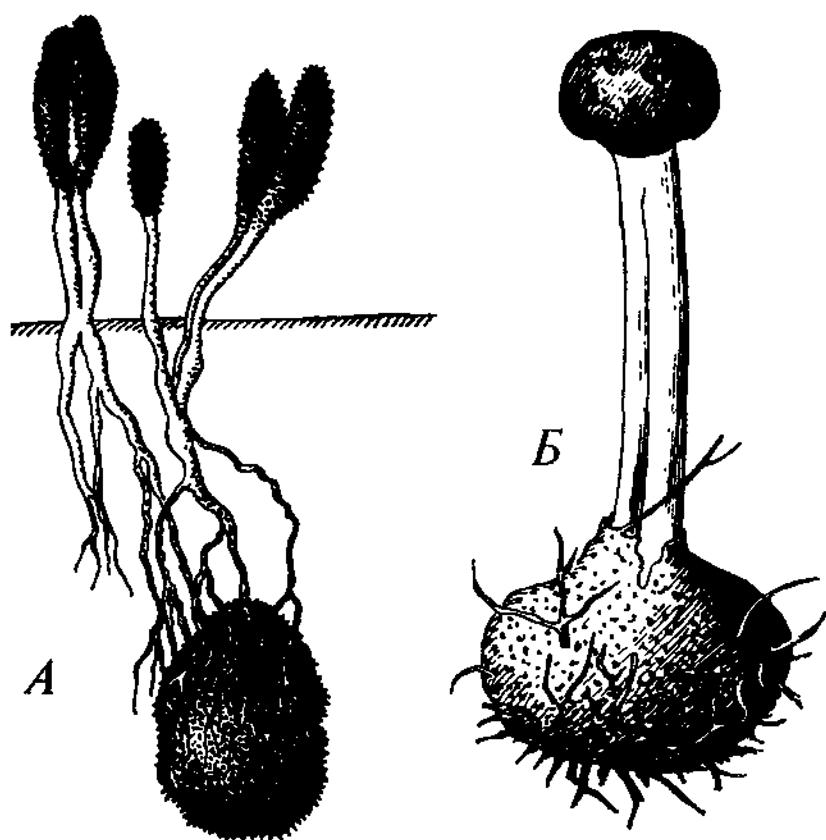


Рис. 135. Виды рода *Cordyceps*, паразитирующие на видах рода *Elaphomyces*:
А — C. ophioglossoides; *Б — C. capitata*

Один из наиболее распространенных видов этого рода — *C. militaris* — паразит гусениц и куколок бабочек, зимующих в почве. Проникнув в организм насекомого, гриб развивается в его теле, образуя цилиндрические тела из гиф, постепенно заполняющие все тело хозяина. После гибели пораженного насекомого и использования грибом всего содержимого насекомого-хозяина в его покровах образуется твердая гифенная масса псевдосклероция. Осенью псевдосклероции прорастают оранжево-желтыми или оранжево-красными булавовидными стромами, поднимающимися над поверхностью почвы.

Вид *C. clavulatum*, поражающий акациевую ложнощитовку, имеет головчатые стромы.

Из представителей ***рода Cordyceps*** были выделены антибиотики, активные против бактерий и грибов, вещества, убивающие комаров, и соединения, обладающие целебным действием против опухолей и многих других болезней.

Большой сенсацией было открытие некоторое время назад в грибе *C. subsessilus* (анаморфа — *Tolypocladium inflatum*) циклоспориновых антибиотиков, обладающих уникальной способностью предотвращать отторжение тканей при хирургических операциях.

Стромы *C. sinensis* использовались в традиционной китайской медицине против многих болезней (цирроза печени, бронхита и др.) еще более тысячи лет назад. Современные исследования подтвердили их целебные свойства. В настоящее время в Китае и ряде других стран этот вид культивируют в промышленном масштабе глубинным способом в ферментерах и получают на этой основе капсулированные фармацевтические препараты.

Были сведения, что «гусеничный гриб» стимулирует легкоатлетов, особенно способствует успеху бегунов на длинные дистанции, но научного обоснования они пока не нашли.

Порядок микроасковые — Microascales

Плодовые тела у большинства видов — перитеции, но у некоторых — клейстотеции. Они темные, одиночные, стром не бывает. Парафизы отсутствуют. Сумки прототуникатные, беспорядочно расположенные. При созревании они разрушаются, и округлые или яйцевидные аскоспоры освобождаются пассивно. Встречаются анаморфы разного типа. Распространение аскоспор и конидий у многих представителей порядка осуществляется членистоногими.

К порядку относятся паразиты растений (преимущественно деревьев) и животных, а также сапротрофы. Многие виды встречаются в наземных местообитаниях, но есть и водные формы, обитающие как в пресных и солоноватых водах, так и в морях. Некоторые микроасковые — возбудители серьезных болезней растений.

Род Ceratocystis отличается округлыми перитециями с длинной, очень узкой шейкой. Сумки развиваются из голых (лишенных клеточной стенки) аскогенных клеток, которые выстилают внутреннюю стенку перитеция, а затем беспорядочно располагаются в его полости. Аскоспоры могут быть яйцевидными, угловатыми или в форме шляпы.

Наиболее известны виды этого рода, встречающиеся на живых деревьях, особенно широколиственных породах (дубе, буке и др.). В распространении их спор участвуют жуки, но заражение происходит через раны. Некоторые виды вызывают синеву древесины. Вместе с тем, видами рода *Ceratocystis* может поражаться широчайший круг растений-хозяев, в том числе культурных: ананас, сахарный тростник и многие другие.

C. fimbriata вызывает черную гниль батата и болезни многих других растений.

C. fagacearum — возбудитель сосудистого увядания (вилта) деревьев из семейства буковых, особенно дубов. Часто он вызывает массовую гибель деревьев, особенно дуба красного (*Quercus rubra*) и близких видов. Инфекция передается разными насекомыми, причем особенно эффективно на наибольшие

расстояния жуками-блестянками (семейство Nitidulidae), или при срастании в почве корней больных и здоровых деревьев.

Помимо непосредственной закупорки сосудов ксилемы, гриб наносит вред тем, что выделяет токсин (α-маннан). Болезнь начинает проявляться в том, что листья бледнеют, скручиваются и отмирают. Постепенно отмирают отдельные ветви, а затем все дерево. Ко времени гибели дерева гриб проникает в камбий и внутренние части коры и образует там скопления мицелия, которые разрывают внешнюю часть коры и становятся частично открытыми. Здесь развивается конидиальное спороношение — *Chalara quercina*. Запах мицелия, напоминающий фруктовый, привлекает разных насекомых. Переносимые ими конидии служат и для распространения инфекции, и как спермации, так как гриб гетероталличен. После гибели дерева *C. fagacearum* быстро вытесняется сапротрофными грибами.

До середины XX в. гриб был известен только в конидиальной стадии.

Из-за внешнего сходства род *Ceratocystis* нередко сближали с родом *Ophiostoma* (см. с. 194) или даже объединяли с ним. Так, возбудитель голландской болезни вязов *Ophiostoma ulmi* часто встречается в литературе под названием *C. ulmi*. Однако сходство плодовых тел здесь чисто внешнее. Важными признаками, отличающими род *Ceratocystis* от рода *Ophiostoma*, считаются анаморфа типа *Chalara*, чувствительность к циклогексимиду, отсутствие рамнозы и целлюлозы в клеточных стенках, развитие сумок по периферии плодового тела с последующим выходом их в его середину, а также приуроченность преимущественно к покрытосеменным.

К порядку гипокрейные близок **порядок галосфериевые (Halosphaeriales)**, представители которого живут в воде морей на органических субстратах (древесине и органических остатках).

Класс дотидеомицеты — Dothideomycetes

К дотидеомицетам относится основная часть грибов, обычно и сейчас рассматриваемых как локулоаскомицеты (Loculoascomycetes), асколокулярные грибы (Ascoloculares) или битуникатные аскомицеты (Bitunicatae). Однако показано, что локулоаскомицеты — гетерогенная группа и в прежнем виде как таксон уже рассматриваться не может.

Сумки одеты двумя отдельными оболочками: относительно нерастяжимой внешней (ectoascus), которая разрывается на вершине, позволяя внутренней оболочке (endoasus) вытягиваться на вершине в длинную трубку, из которой выходят аскоспоры.

Образуются сумки в специальных полостях — локулах, возникающих в специальных сплетениях гиф — аскостромах. Аскостромы имеются в наличии уже до того, как возникнут половые органы и начнут развиваться сумки.

Среди стромагического сплетения вегетативных гиф образуются половые органы. Развивающиеся из них аскогенные гифы и сумки сами образуют для себя полость, сдавливая или растворяя вегетативную ткань. Таких полостей может быть несколько или всего одна. В последнем случае развивающиеся струк-

туры бывает крайне трудно отличить от настоящих перитециев и для выяснения их природы требуется изучение онтогенеза. Сумки располагаются в полостях по одной или, гораздо чаще, группами, разделенными прослойками строматической ткани, внешне напоминающими парафизы (парафизоидами). Отверстия на вершине «плодовых тел» появляются путем разрушения гиф уже при созревании аскоспор. Таким образом, настоящих плодовых тел здесь нет, а имеются так называемые аскостромы.

Классификация дотидеомицетов сильно различается у разных авторов. Иногда их трактуют как один-единственный порядок дотидеевые (Dothideales), в других случаях дается очень дробная система, в которой они рассматриваются как отдельный класс с несколькими подклассами и многими порядками.

Порядок мириангиевые — Myriangiales

При развитии псевдотециев в аскостромах развиваются отдельные локулы с одной сумкой в каждой. Участки стромы между локусами при созревании не уничтожаются. Локулы не ориентированы тем или иным образом. Аскостромы бывают самого разного строения; некоторые, например у видов ***рода Myriangium***, имеют развитое дисковидное или корковидное основание.

Большинство представителей порядка — тропические и субтропические виды, в основном паразиты растений, иногда насекомых, один вид — сапротроф на волосах; грибы ***рода Uleomyces*** паразитируют на грибах рода *Phyllachora*.

Elsinoe veneta — возбудитель антракноза малины. Гриб развивается на листьях и побегах, образуя на них характерные серые пятна с пурпурной каймой. В период вегетации растения-хозяина гриб размножается конидями. Аскостромы формируются на некротических пятнах. Гриб зимует обычно в виде мицелия.

Порядок артониевые — Arthoniales

Аскостромы артониевых внешне напоминают апотеции или они удлиненные наподобие гистеротециев. Сумки разделены вытянутыми вертикальными остатками участков стромы, ветвящимися, переплетающимися и образующими своими темными вершинами покров над сумками (псевдоэпитеций). Аскоспоры гиалиновые или слегка пигментированные.

К порядку относятся сапротрофы и паразиты на листьях деревьев. Имеется также много микобионтов накипных эпифитных и эпилитных лишайников, например виды ***рода Opegrapha***. Их фотобионты — часто представители рода *Trentepohlia*.

Порядок дотидеевые — Dothideales

Дотидеевые характеризуются тем, что в локулах, которых в аскостроме может быть одна или несколько, сумки развиваются компактной группой (обычно пучком, «как бананы»), в результате чего ткань центра аскостромы полностью разрушается и стерильные элементы отсутствуют. Локула открывается апикальной порой. Аскоспоры — от гиалиновых до бурых. Они могут быть одноклеточные, с поперечной перегородкой или муральные. В пределах порядка

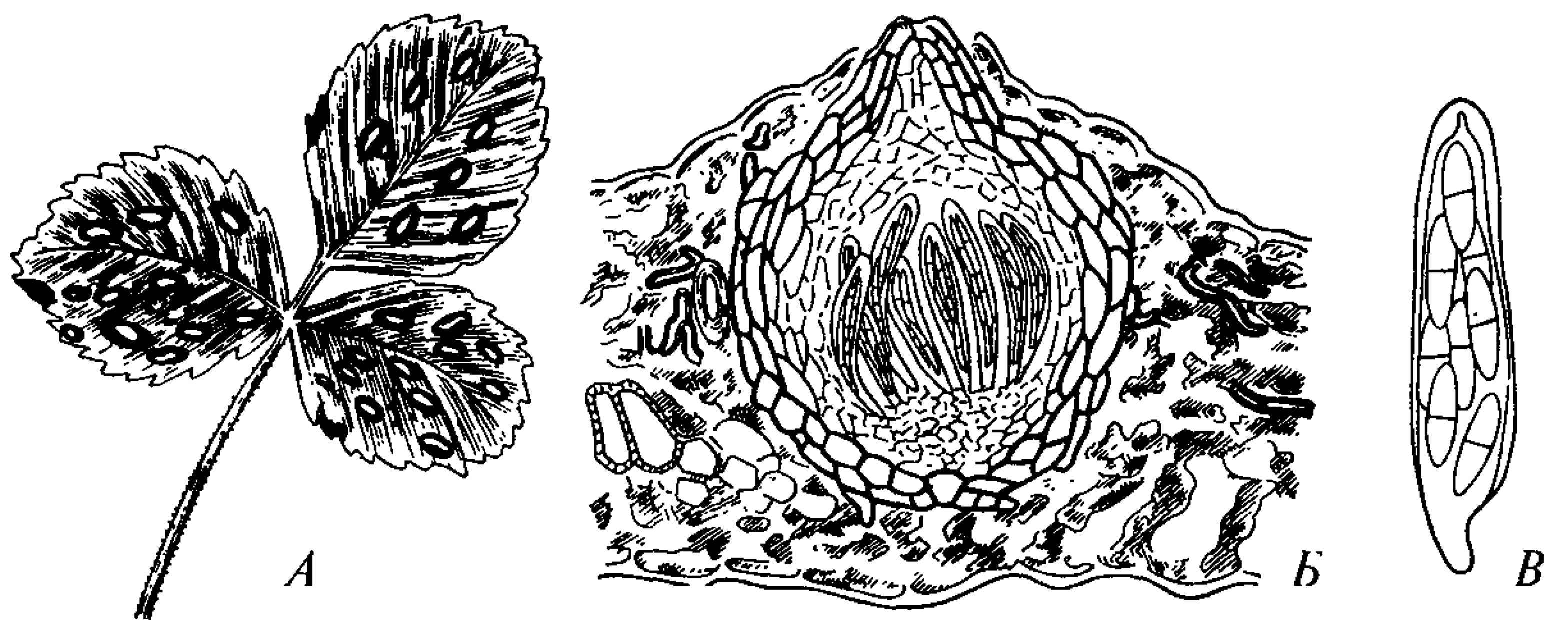


Рис. 136. *Mycosphaerella*:

А — лист земляники, пораженный *M. fragariae*; *Б* — псевдотеций; *В* — сумка с аскоспорами

очень четко прослеживается эволюция от аскостром типа Myriangiales до аскостром, по виду имитирующих настоящие пиреномицеты.

Распространено бесполое размножение, причем некоторые виды могут образовывать различные конидиальные стадии.

Большое число видов — обитатели тропиков, но некоторые виды широко встречаются и в умеренной зоне. В основном это сапротрофы, обитающие на отмерших частях различных растений, однако есть немало и паразитов растений.

К порядку дотидеевые относится обширнейший ***род Mycosphaerella***, насчитывающий свыше 1 000 видов. Он характеризуется темноокрашенными псевдотециями, очень напоминающими настоящие перитеции. Сумки с двуклеточными бесцветными аскоспорами располагаются в них компактным пучком. В цикле развития всегда имеется анаморфа. Хотя многие виды этого рода — сапротрофы, к нему относится и большое число патогенов растений, в том числе виды, имеющие экономическое значение. Обычно это паразиты на листьях различных растений, вызывающие их пятнистость. На живых листьях образуются только конидиальные спороношения, а псевдотеции развиваются лишь на опавших и перезимовавших листьях. Ложных парафиз между сумками у большинства видов не образуется.

M. fragariae — возбудитель белой пятнистости листьев земляники (рис. 136); конидиальная стадия — *Ramularia tulasnei.*

M. linorum вызывает пасмо — серьезное заболевание льна. На листьях льна появляются желтовато-зеленые пятна, которые затем буреют. Листья скручиваются и опадают. Поражаются и стебли: на них возникают кольцевые пятна. Цикл развития гриба «стандартный» для аскомицетов: на живых растениях развивается анаморфа — *Septoria lini*, представленная пикнидами с образующимися в них конидиями, а после зимовки может развиваться телеоморфа (в России она не обнаружена).

Порядок плеоспоровые — Pleosporales

Аскостромы представителей порядка с одной полостью, перитециевидные (псевдотеции): шаровидные или слегка приплюснутые, черного цвета. Архикарпы формируются внутри стромы. В районе аскогонов возникает группа септированных, довольно широких вертикальных отдельных гиф (псевдопара-

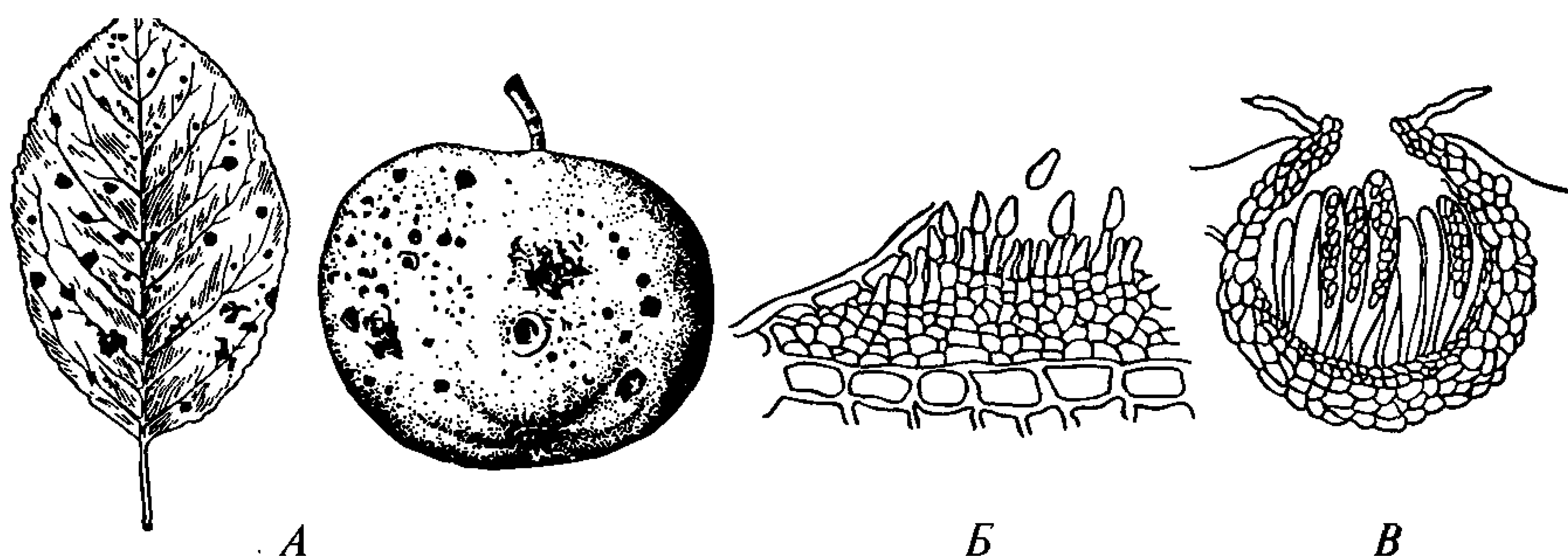


Рис. 137. *Venturia inaequalis*:

А — пораженные плод и лист яблони; *Б* — конидиальное спороношение гриба; *В* — псевдотеций

физ). Они растут от верхней части локулы вниз, достигают дна и срастаются с ним. Среди них возникают и растут вверх сумки. Аскоспоры гиалиновые или темноватые, разного облика.

Широко встречаются бесполые спороношения.

Плеоспоровые существуют и как сапротрофы на растительных остатках, и как паразиты растений, в том числе имеющие большое значение в хозяйственной деятельности человека.

Виды ***рода Venturia*** — возбудители заболевания плодовых деревьев, называемого парша: *V. inaequalis* (рис. 137) вызывает паршу яблони, а *V. pyrina* — паршу груши. Наибольшее значение из представителей рода имеет *V. inaequalis*. Поражаются листья, стебли и плоды яблони как культурных сортов, так и дикорастущих видов. Восприимчивы только молодые участки соответствующих органов. Паразитный мицелий растет под кутикулой и развивает довольно тесным слоем конидиеносцы, разрывающие кутикулу. Гриб снижает фотосинтетическую активность и урожай. При сильном поражении плоды растрескиваются, теряется их товарный вид. Однако в некоторых странах наличие умеренного поражения паршой плодов, продаваемых на рынке, даже служило своего рода «знаком качества» — как свидетельство того, что не применялись пестициды.

Сумчатые спороношения развиваются только на опавших листьях после зимовки. При этом мицелий проникает во всю толщу листа, и в некоторых местах, в глубине его образуются клубочки — зачатки будущих псевдотециев. У *V. inaequalis* внутри такого клубочка дифференцируется архикарп в виде спирально закрученной более толстой гифы, сложенной из нескольких многоядерных клеток. Один конец ее выходит наружу и вытягивается в трихогину. Рядом развивается антеридий, верхняя многоядерная клетка которого дает боковые лопасти и охватывает ими верхнюю часть трихогины. Между ними устанавливается сообщение, и мужские ядра переходят в трихогину.

Порядок меланоммовые — Melanommatales

От плеоспоровых меланоммовые отличаются тем, что в плодовом теле у них псевдопарафизы (иногда называемые здесь также парафизоиды), обычно несептированные, погружены в слизистый матрикс, сильно преломляю-

щий свет. В отличие от плеоспоровых они преимущественно несептированные. Псевдопарафизы анастомозируют как у основания, так и у вершины плодового тела, образуя во втором случае так называемый псевдоэпитеций. Плодовые тела могут напоминать настоящие перитеции, гистеротеции и клейстотеции. Относительно тонкостенные сумки выстилают стенки и основание плодового тела. Анаморфы — целомицеты, изредка гифомицеты.

Виды этого порядка — сапротрофы и патогены растений. ***Семейство пиренуловые*** (***Pyrenulaceae***), иногда трактуемое как отдельный порядок Pyrenulales, включает накипные лишайники, растущие преимущественно в тропиках. Это эпифиты, растущие как на поверхности коры дерева, так и в глубоких слоях перидермы. Слоевище примитивное, слабо дифференцированное, часто лишенное корового слоя.

Фотобионты относятся к роду *Trentepohlia*.

По всему земному шару встречается ***Pyrenula nitida***. Ее слоевище имеет вид тонких, гладких пятен от желтовато-оливкового до коричневатого цвета. Иногда оно почти полностью погружено в кору дерева и тогда незаметно.

Два следующие класса — *пезизомицеты* (*Pezizomycetes*) и *леоциомицеты* (*Leotiomycetes*) — широко известны под общим названием «дискомицеты». Они характеризуются тем, что их плодовые тела — апотеции, реже производные апотециев — вторично замкнутые плодовые тела. Многие авторы придерживались мнения, что дискомицеты — достаточно монофилетичная группа, которую можно трактовать в качестве таксона — класса или подкласса. Однако молекулярно-филогенетические исследования показывают, что дискомицеты — группа неоднородная (например, Leotiales эволюционно ближе к Erysiphales, чем к Pezizales), поэтому их приходится рассматривать как сборную группу, выделять которую удобно в практических целях, но которая не имеет таксономического статуса.

Класс пезизомицеты — Pezizomycetes

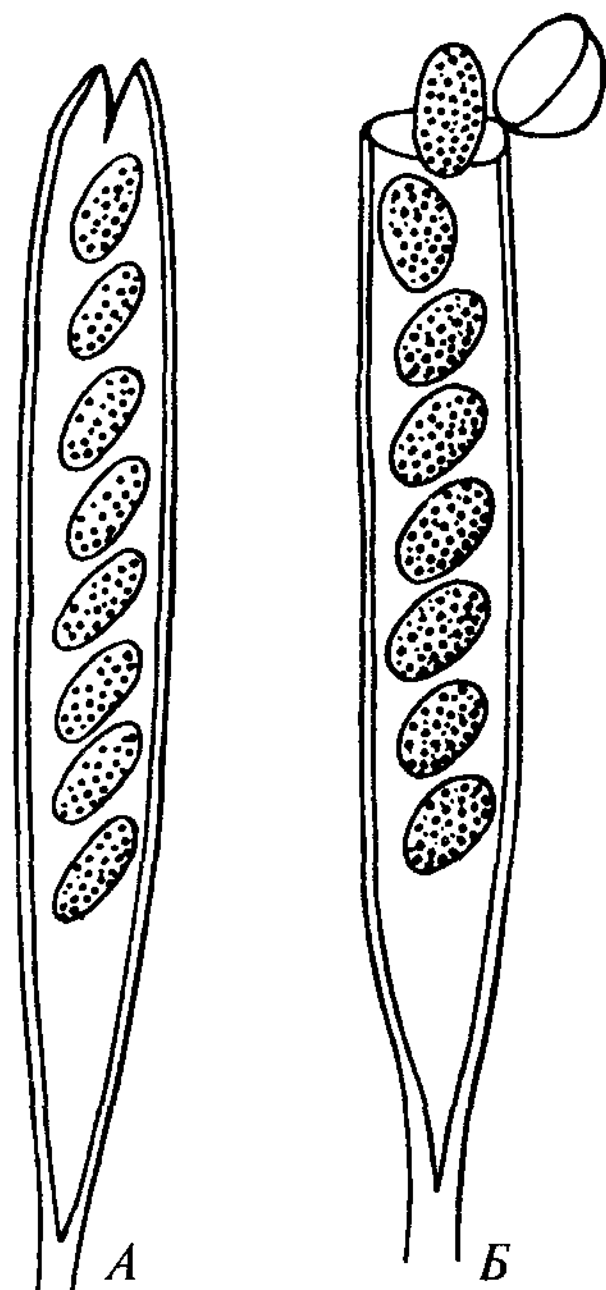
Класс пезизомицеты в современных системах содержит только один, хотя и весьма обширный **порядок пезизовые (Pezizales)**.

Их плодовые тела — чаще всего апотеции типичного строения, мясистой, кожистой, хрящевидной или студенистой консистенции, яркой или светлой окраски, самого разного размера: от мелких, не превышающих 1 мм в диаметре, до крупных размером около 10 см и более. Реже образуются плодовые тела, четко дифференцированные на стерильную ножку и фертильную шляпку (наподобие агарикоидных базидиомицетов, см. ниже). Имеются также представители, плодовые тела которых начинают развиваться как настоящие апотеции, но в связи с особенностями обитания — в почве — замыкаются и в зрелом виде представляют собой как бы «вторичные клейстотеции».

Различают *три типа апотециев*:

1) *эугимногимениальный* — апотеций открытый с самого начала своего развития;

Рис. 138. Вскрытие сумок у дискомицетов трещиной (*А*) и крышечкой (*Б*)



2) *парагимногимениальный* — на ранних стадиях развития апотеции замкнутые и открываются ко времени созревания аскоспор;

3) *клейстогимениальный* — зрелый апотеций замкнутый (как уже упоминалось, это подземные формы).

Сумки у большинства *оперкулятные* (рис. 138, *Б*), т.е. открываются с помощью «крышечки». Происходит это следующим образом. На относительно поздней стадии развития на внутренней стенке сумки вокруг вершины закладывается бороздка. Когда при созревании сумки внутри нее увеличивается тургорное давление, вершина отделяется по бороздке *крышечкой* (*operculum*), и аскоспоры активно выбрасываются наружу. Сумки располагаются палисадным слоем — *гимением*, в котором у наземных форм всегда присутствуют парафизы. Они могут быть расширенными и окрашенными на вершине. У некоторых пезизовых парафизы разветвленные. У многих видов сумки, пока они незрелые, ниже парафиз. Вершины парафиз, смыкаясь, образуют защитный слой — так называемый *эпитеций*. По мере развития сумки удлиняются, выступают над парафизами и отбрасывают аскоспоры.

Известны самые разные варианты полового процесса. Он может быть типичным, как у *Pyronema omphalodes* (по-видимому, вообще наиболее распространенный вариант у аскомицетов; этот вариант, ставший «каноническим», разбирается при общей характеристике собственно аскомицетов). Однако часто архикарп представлен просто более утолщенной гифой — так называемой «воронинской гифой».

Бывают такие случаи, когда развивается нормальный антеридий и происходит его копуляция с трихогиной, но мужские ядра в аскогон не проходят. У многих видов антеридии совсем не развиваются и дальнейшее развитие архикарпа идет апогамно. При этом ядра либо переходят из одних клеток архикарпа в соседние аскогенные, или первичные дикарионы формируются в пределах одной многоядерной клетки аскогона. У некоторых пропадает трихогина. У многих пропадает и сам архикарп, а аскогенные гифы берут начало из обычных вегетативных клеток, в которых благодаря переползанию ядер из соседних клеток возникают первичные дикарионы. Встречаются случаи сперматизации.

Большинство пезизовых известно лишь в сумчатой стадии; конидиальные спороношения встречаются только у сравнительно немногих представителей и не играют существенной роли в воспроизведении и распространении.

Пезизовые в подавляющем большинстве — сапротрофы на разных субстратах, лишь очень немногие могут паразитировать на растениях; ряд видов образует эктомикоризы. Сапротрофные пезизовые встречаются на мертвой древе-

сине, почве, гумусе. Среди них много карбофилов и особенно копрофилов. Особую экологическую группу пезизовых составляют грибы на свежем грунте — стенах и отвалах недавно вырытых ям и канав.

К числу наиболее примитивных пезизовых относятся виды ***рода Pyronema***, один из которых — *P. omphalodes* — уже рассматривался ранее: это классический объект, на котором впервые был изучен половой процесс, типичный для высших аскомицетов. Ярко-оранжевые апотеции пиронемы со слабо развитой оболочкой возникают группами на субстратах, подвергшихся воздействию огня (почему родовое название «Pyronema» можно перевести как «огненные черви»).

К ***роду Aleuria*** относятся грибы с типичными апотециями, иногда снизу оттянутыми в небольшую ножку, и спорами с хорошо выраженной сетчатой орнаментацией. Наиболее известный представитель рода — *A. aurantia* — имеет крупные (до 6 см в диаметре) апотеции яркого красно-оранжевого цвета из-за присутствия каротиноидов. Обычно они развиваются большими группами в смешанных и лиственных лесах, на влажных лугах, в садах, у дорог; предпочитают хорошо освещенные солнцем места.

У ***рода Ascobolus*** и близких родов, составляющих **семейство аскоболовые (Ascobolaceae)**, апотеции мелкие, обычно не больше нескольких миллиметров в диаметре, с хорошо развитым субгимением. Зрелые сумки удлиняются и выступают над поверхностью гимения (рис. 139, *А*). Аскоспоры бесцветные или окрашенные, часто пурпурные.

Аскоболовые хорошо растут в культуре, образуя апотеции на питательных средах, поэтому их широко используют как тест-объекты в генетических и биохимических исследованиях.

Половой процесс у аскоболовых может происходить по-разному даже в пределах одного рода. Так, у гетероталличного вида *Ascobolus magnificus* в культуре при посеве мицелиев разных половых знаков через 4—6 дней на гифах образуются короткие веточки из 1—2 клеток. Через несколько часов они увеличиваются в длину. Одна из них, функционирующая как антеридий, расположена вертикально (рис. 139, *Б*).

Архикарп представляет собой многоклеточную ветвь. Нижняя широкая его клетка функционирует как аскогон (т.е. дает впоследствии аскогенные гифы), а конечный участок из 10 и более сравнительно узких клеток — трихогину. Он растет по направлению к антеридию и спирально закручивается вокруг него. Ядра из антеридия по трихогине переходят в аскогон, дающий затем аскогенные гифы.

У другого гетероталличного вида из этого же рода — *A. stercorarius* — происходит сперматизация. Архикарп вырастает в виде вздутой изогнутой ветви мицелия с короткой трихогиной. На мицелии противоположного знака образуются цепочки артроспор, которые могут функционировать как спермации. Они могут переноситься мухами или клещами. Рост трихогины происходит хемотропически по отношению к спермациям, причем эффект наблюдается на расстоянии до 0,1 мм между спермацием и кончиком трихогины. Если спермаций перемещать в поле зрения микроскопа, трихогина меняет направление своего роста. Большинство аскоболовых — копрофилы, их плодовые тела образуются на помете преимущественно травоядных животных, а выброшенные из них споры попадают на траву, которая поедается животны-

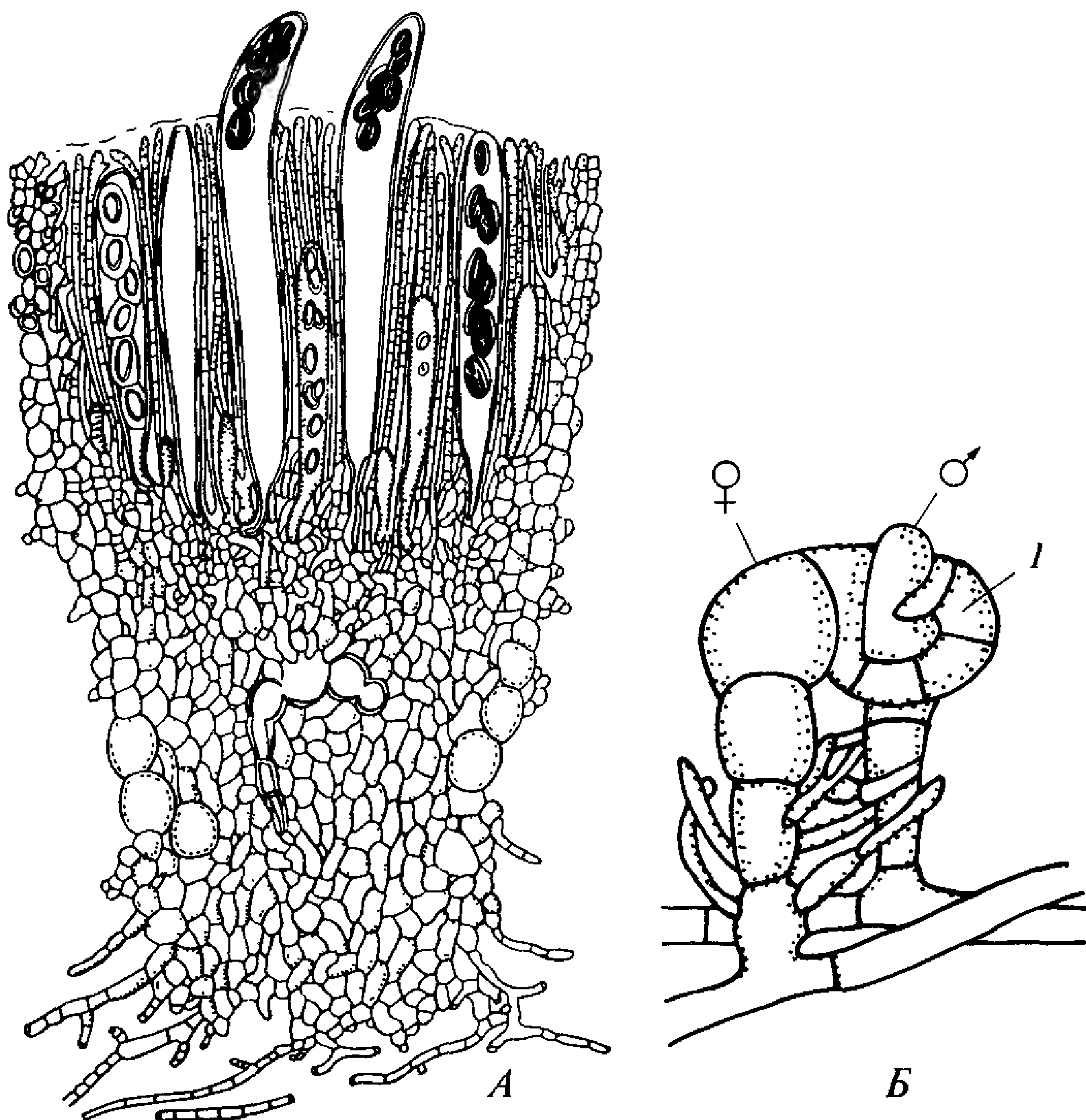


Рис. 139. *Ascobolus*:
А — разрез апотеция; *Б* — половой процесс у *A. magnificus*; *1* — трихогина

ми. В их пищеварительной системе часть спор теряет всхожесть, но многие ее сохраняют.

У асколовых имеются все приспособления к распространению, характерные для грибов-копрофилов, но у разных видов они выражены в разной степени. Так, имеются фототропические изгибы вершин, выступающих над гимением зрелых сумок (рис. 139, *А*) в направлении источника света. Аскоспоры могут выбрасываться на расстояние до 25—60 см. Дальность полета спор достигается за счет их сравнительно крупных размеров. Аскоспроры небольшого размера склеиваются слизью в группы и выбрасываются как единое целое. В маленьких апотециях *Thelebolus nanus* образуется только одна сумка с 256 аскоспорами, которые отбрасываются в слизистом комке на расстояние до 7 см.

Как уже отмечалось, у некоторых пезизовых с типичными блюдцевидными апотециями наблюдается тенденция к вытягиванию основания в небольшую ножку. Возможно, эволюция в этом направлении привела к тому, что выработались плодовые тела, четко дифференцированные на ножку и шляпку. Они характерны для так называемых «сморчковых грибов» (таксономического статуса группа не имеет, так как объединяет два семейства).

Таковы, например, виды ***рода сморчо***к (***Morchella***, рис. 140, *А*) с мясистыми апотециями до 14 см высотой. Развитию их предшествует половой процесс. Аскогонов и антеридиев нет, а происходит соматогамия (как у базидиомицетов) — слияние клеток обычных вегетативных гиф, имеющих разные аллели локуса спаривания (гетероталлизм). Шляпка правильных очертаний (яйцевид-

ная или коническая), с многочисленными углублениями на поверхности, разделенными четкими ребрами. Цвет шляпки варьирует от грязно-серовато-белого до темно-коричневого, в зависимости от вида и возраста плодового тела. Гимений располагается только по поверхности углублений — дну и склонам ребер, а края ребер остаются стерильными. Он состоит из длинных цилиндрических сумок с 8 аскоспорами. Сумки сморчков фототропичны. Это очень важно, так как большинство сумок расположено по склонам ребер, и если бы сумки не делали изгибов в сторону света, значительная часть спор попадала бы в склоны противоположных ребер. Аскоспоры бесцветные, овальные, в зрелости многоядерные. В отличие от многих других дискомицетов у сморчков созревание сумок происходит постепенно, так что массового отбрасывания аскоспор («взрыва») не происходит. Для ряда видов указывалась анаморфа типа *Constantinella*.

Некоторые виды этого рода явно приурочены к местам, подвергшимся воздействию огня (пирогенные местообитания).

Все виды рода *Morchella* съедобны. Имелись сведения об их культивировании, но достоверность такой информации сомнительна. Правда, в 1982 г. был запатентован метод получения плодовых тел со зрелыми аскоспорами на автоклавированных пшеничных зернах.

Виды ***рода сморчковая шапочка*** (***Verpa***) образуют крупные апотеции с длинной, толстой, несколько уплощенной ножкой белого цвета и бурой колоколовидной шляпкой, кажущейся совсем маленькой по сравнению с ножкой. Шляпка соединяется с ножкой в центре, а края ее свободные. Верхняя сторона шляпки может быть гладкой или с продольными ребрами. У сморчковой шапочки чешской (*V. bohemica*) каждая сумка содержит только две крупные аскоспоры.

Сморчковые шапочки, как и сморчки, съедобны.

К ***роду лопастник*** (***Helvella***) относятся грибы с двулопастной (седловидной) или трехлопастной шляпкой, со свободным краем. Некоторые лопастники образуют плодовые тела, как и большинство других сморчковых грибов, весной, а некоторые — в конце лета и осенью.

У видов ***рода строчок*** (***Gyromitra***) апотеции крупные, неправильной формы, с беспорядочной складчатостью, бурого или светло-бурого цвета. У некоторых видов этого рода нет ножки.

Строчок обыкновенный (*G. esculenta*, рис. 140, *Б*) издавна использовался в пищу и считался ценным съедобным грибом (видовой эпитет «esculenta» переводится как «съедобная» — «гиромитра съедобная»). Однако неоднократно отмечались отравления им. При исследовании данного явления в некоторых экземплярах плодовых тел был обнаружен токсин гиромитрин, по характеру воздействия на организм человека напоминающий токсин бледной поганки. Доля плодовых тел, содержащих гиромитрин, из общего числа собранных, а также содержание в них этого вещества различаются в зависимости от местности. Вероятность отравления строчком увеличивается с востока на запад: так, на востоке европейской части России она ничтожна, а в Германии или Чехии — достаточно велика. Есть сведения, что гиромитрин удаляется при высушивании.

Дискомицеты с подземными, вторично замкнутыми плодовыми телами рассматривали ранее как порядок трюфелевые (Tuberales). Однако современ-

ные данные по морфологии и молекулярной биологии свидетельствуют о том, что переход к подземному образу жизни, повлекший за собой соответствующие изменения в строении, происходил независимо в нескольких группах порядка пезизовых. Некоторые роды подземных дискомицетов в настоящее время помещают в одни семейства с надземными представителями.

Из дискомицетов с подземными плодовыми телами наиболее известны и важны для человека виды **семейства трюфелевых (Tuberaceae)**. Их насчитывается около 100 видов.

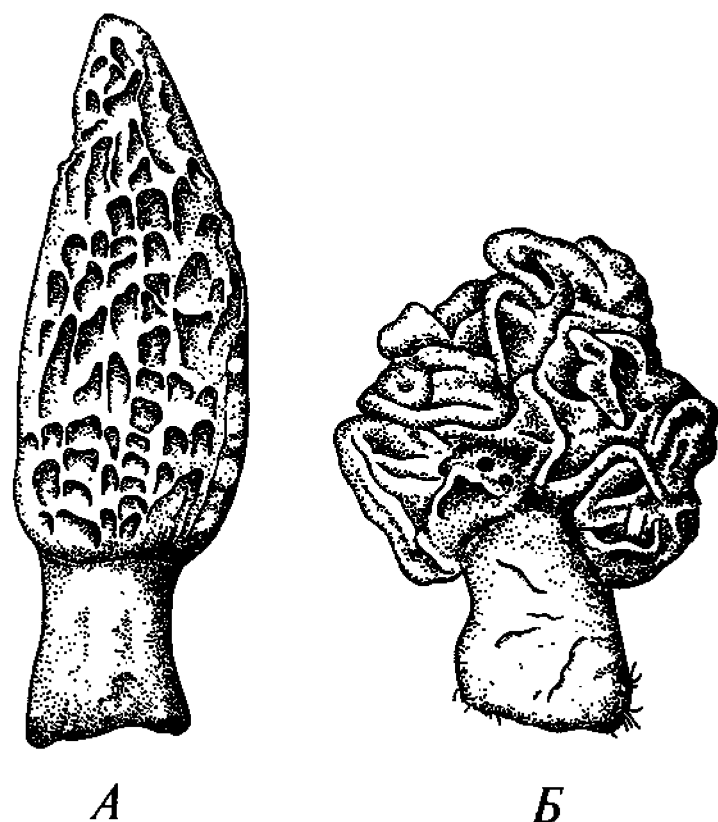


Рис. 140. Апотеции сморчковых грибов:
А — Morchella; Б — Gyromitra

Плодовые тела трюфелевых имеют клубневидную форму (название типового ***рода Tuber*** переводится как «клубень»). Размер их колеблется от 1 до 10 см и более, а масса может достигать 1 кг. Перидий плотный, кожистый, многослойный, с гладкой или бородавчатой поверхностью. Находящаяся под ним мясистая внутренняя ткань имеет «мраморный» рисунок из чередующихся более светлых и более темных прослоек. Их называют соответственно внутренними и наружными венами. Сумки образуются гимениальным слоем или гнездообразно, крышечки (operculum) нет. Освобождение аскоспор всегда пассивное, после разрушения плодового тела или поедания его животным.

Плодовые тела закладываются как блюдцевидные образования (типичные апотеции). На их вогнутой складчатой поверхности формируются зачатки ги-

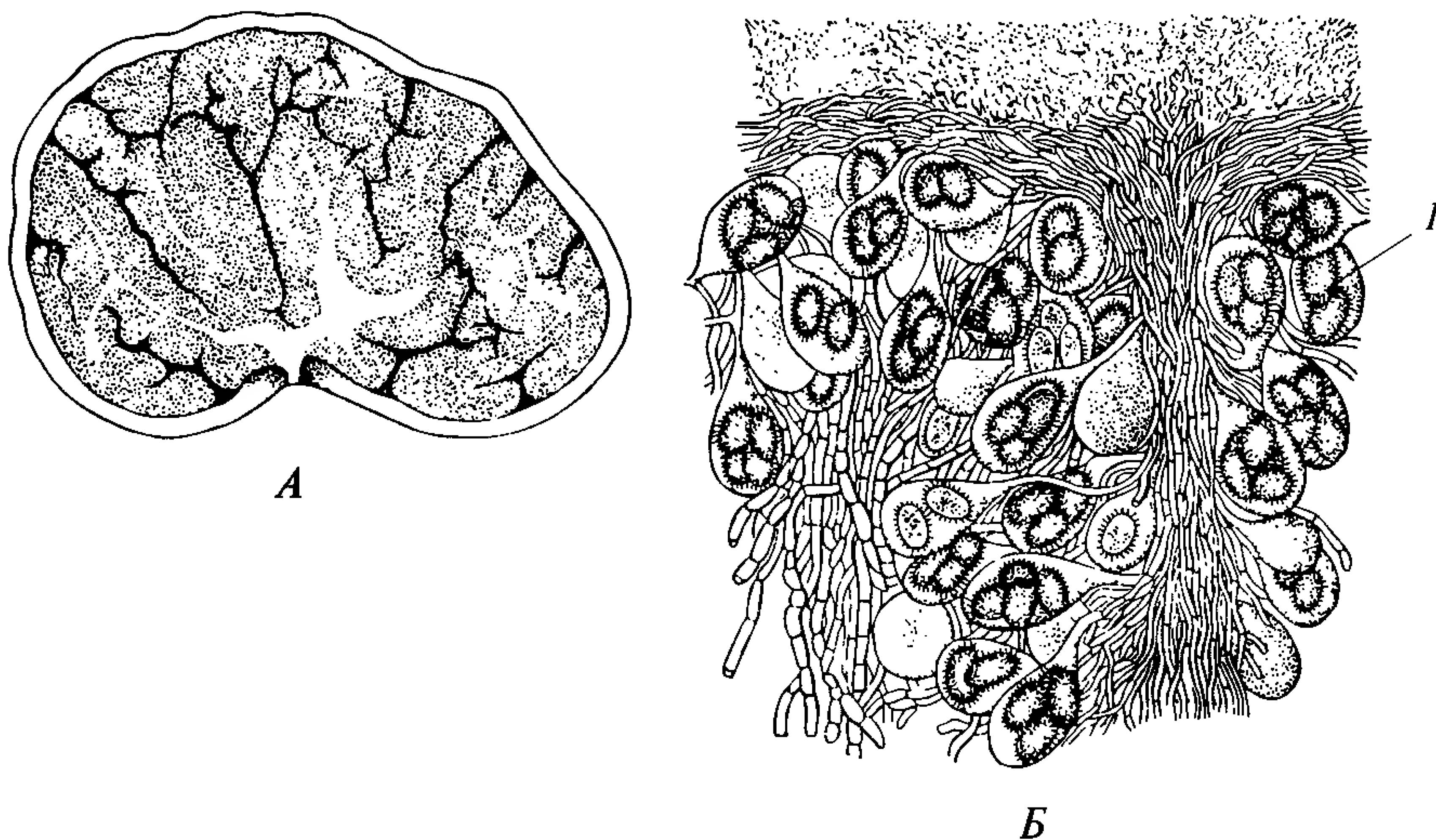


Рис. 141. *Choiromyces*:
А — разрез плодового тела; *Б* — то же, при бóльшем увеличении (фрагмент); *1* — сумка с аскоспорами

мения. Находясь в почве, плодовое тело не может расти вширь, и на его верхней стороне развиваются многочисленные складки, а позднее оно замыкается. Складки превращаются во внутренние вены, а щели между ними — в наружные вены, которые заполняются рыхлой тканью из переплетающихся парафиз. У основания парафиз позднее образуются сумки (рис. 141).

Трюфелевые образуют микоризу с буком, дубом и некоторыми другими породами. Некоторые из них — съедобные грибы с очень высокими вкусовыми качествами. К ценным съедобным грибам относятся виды ***рода Tuber***, и особенно ценится черный, или французский, трюфель (*T. brumale*). Этот вид, распространенный в южной Франции, формирует микоризу с дубом, буком и грабом. С теми же породами образует микоризу и летний трюфель (*T. aestivum*) — вид, значительно уступающий по вкусовым качествам черному трюфелю.

В России, в частности в Московской области, встречается ***Choiromyces meandriformis*** (см. рис. 141). Этот гриб, также обладающий менее ценными, чем французский трюфель, вкусовыми качествами, известен под названием белого, или троицкого, трюфеля — по названию Троице-Сергиевой лавры (г. Сергиев Посад, в окрестностях которого он встречался раньше довольно часто и попадается до сих пор).

Класс леоциомицеты — Leotiomycetes

Представители этого класса, так же как и предыдущего, имеют апотеции. Однако чаще они мелкие, кожистые, хотя и встречаются формы, напоминающие сморчковые грибы. Апотеции могут развиваться поодиночке или на стромах. Сумки иноперкулятные, т.е. вскрываются трещиной или порой (рис. 138, *А*). У некоторых видов преобладают конидиальные спороношения или даже телеоморфа практически отсутствует.

Порядок леоциевые — Leotiales*

Леоциевые — самый обширный порядок класса леоциомицетов. Апотеции здесь самой разнообразной величины, структуры и консистенции, но обычно в виде мелких кожистых чашечек или блюдечек (см. далее рис. 144, *А*). Самые маленькие из них не крупнее 0,02 мм в диаметре. Поэтому справедливо считается, что еще многие леоциевые остаются до сих пор неизвестными науке. Однако встречаются и более крупные плодовые тела (до 2—3 см в высоту и диаметре), даже напоминающие сморчковые грибы (см. рис. 144, *Б*, *В*). Сумки иноперкулятные, могут различаться по деталям своего строения. У некоторых представителей отмечались структуры, напоминающие крышечку (operculum), однако это сходство считается чисто конвергентным. Размер, форма и окраска аскоспор различны: они бывают округлые, эллипсоидные, удлиненные или изредка нитевидные (как у спорыньевых); могут быть асимметричными: верх-

---

* Этот порядок до 1982 г. был известен только как **гелоциевые (Helotiales)**. Поскольку ныне род *Helotium*, от которого было произведено название, упразднен, было предложено другое название порядка. Однако Международный кодекс ботанической номенклатуры не регламентирует названия таксонов рангом выше семейства, так что название Helotiales употреблять можно, что и делают многие микологи.

ний конец шире, чем нижний. Однако, насколько известно, их оболочка всегда гладкая.

Многие виды порядка — сапротрофы на почве, мертвой древесине или другом органическом материале. Они активно принимают участие в разложении растительного опада. Однако известны некротрофные паразиты растений, причем среди них есть такие, которые имеют огромное экономическое значение. Самые активные хищные грибы также относятся к этому порядку.

Наибольшее экономическое значение имеют грибы из ***семейства склеротиниевые* (*Sclerotiniaceae*)**. Они характеризуются тем, что апотеции развиваются из стромы или склероция. Апотеции обычно мелкие, бурые, с длинной тонкой ножкой. Аскоспоры в основном гиалиновые, одноклеточные, овальные или несколько удлиненные. В семействе широко представлены конидиальные спороношения, причем склеротиниевые — один из первых таксонов аскомицетов, где для разграничения родов были основательно привлечены анаморфы.

Виды ***рода Monilinia*** паразитируют на плодах разных растений из семейств розоцветных (Rosaceae) и брусничных (Vacciniaceae), мумифицируя их и превращая в ложные склероции. Анаморфа типа *Monilia*, представляющая собой длинные цепочки конидий на слабо дифференцированных конидиеносцах (см. рис. 142, *Б*). От нее и произведено родовое название телеоморфы.

Один из самых распространенных видов этого рода в России — *M. fructigena* (рис. 142) — возбудитель плодовой (черной) гнили яблок и других плодов семечковых культур. Гриб заражает плоды с поврежденной кожицей. Инфекция часто переносится жуком-казаркой. Жук питается плодами и откладывает в них яички, занося при этом конидии в мякоть плода. На месте заражения появляется бурое пятнышко, которое быстро увеличивается в диаметре и через несколько дней распространяется на весь плод. По фронту распространения пятна концентрическими кольцами (с центром в месте заражения) развиваются белые, с желтоватым оттенком подушечки конидиального спороношения гриба. Пораженные плоды превращаются в полые шаровидные ложные

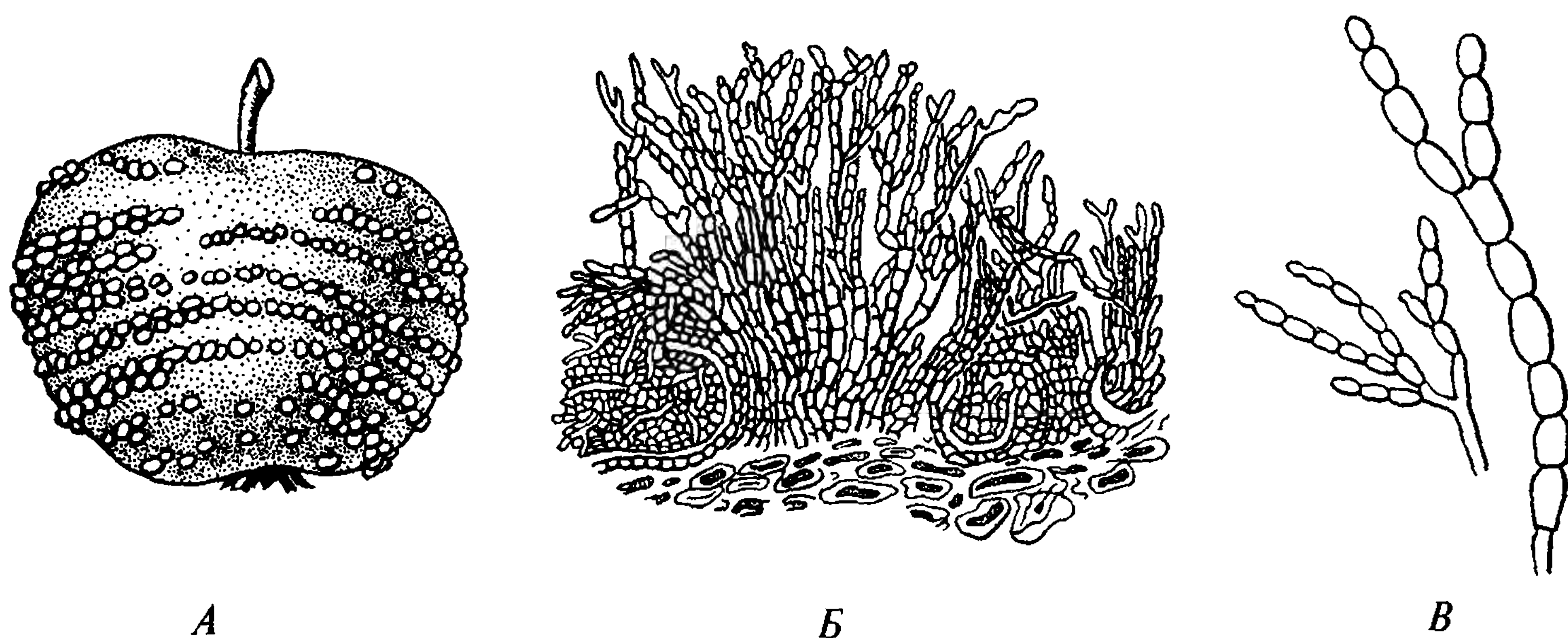


Рис. 142. *Monilinia fructigena*:

А — пораженный плод яблони с конидиальным спороношением гриба; *Б* — конидиальная стадия типа *Monilia*; *В* — отдельные конидиеносцы и конидии

склероции, при этом они чернеют. После зимовки на них могут образовываться апотеции, но чаще снова развиваются конидиальное спороношение гриба.

M. cinerea заражает молодые ветки вишни. Гриб выделяет в зараженную ткань токсин, который вызывает быструю гниль веток. Они приобретают вид обожженных, почему болезнь называют «монилиальный ожог».

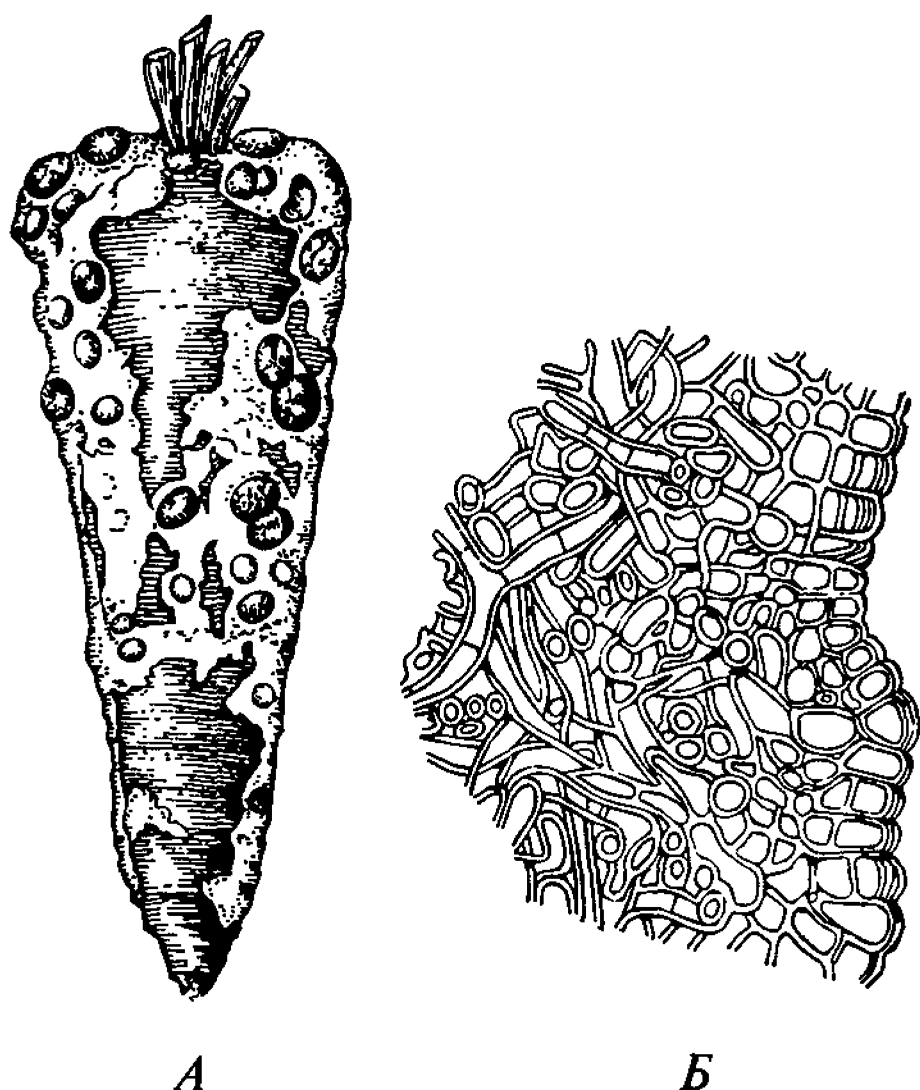


Рис. 143. *Sclerotinia sclerotiorum*:
А — мицелий и склероции гриба на моркови; *Б* — разрез склероция (фрагмент)

Род Sclerotinia отличается настоящими склероциями и отсутствием конидиальных спороношений. Вид *S. sclerotiorum* вызывает белую гниль различных растений. Он поражает как вегетирующие растения, так и овощи (особенно морковь) при хранении. На поверхности пораженных частей растения образуется белый войлочный налет мицелия с черными склероциями (рис. 143). Весной из них вырастают апотеции.

Виды ***рода Botryotinia*** имеют настоящие склероции и анаморфу типа *Botrytis*. Последняя отличается тем, что конидиеносцы ветвятся и несут на концах разветвлений группы бесцветных одноклеточных конидий. Вид *B. fuckeliana*, встречающийся в природе преимущественно в конидиальной стадии, — *B. cinerea* — исключительно широко распространен. Он вызывает серую гниль как вегетирующих растений, так и хранящихся плодов, особенно во влажных условиях. Гриб может существовать и как сапротроф в почве.

Грибы ***семейства геоглоссовые (Geoglossaceae)*** имеют относительно крупные (до 10 см в высоту и до 2 см в диаметре) апотеции в виде языка (название типового рода *Geoglossum* так и переводится — «земляной язык»), булавы или

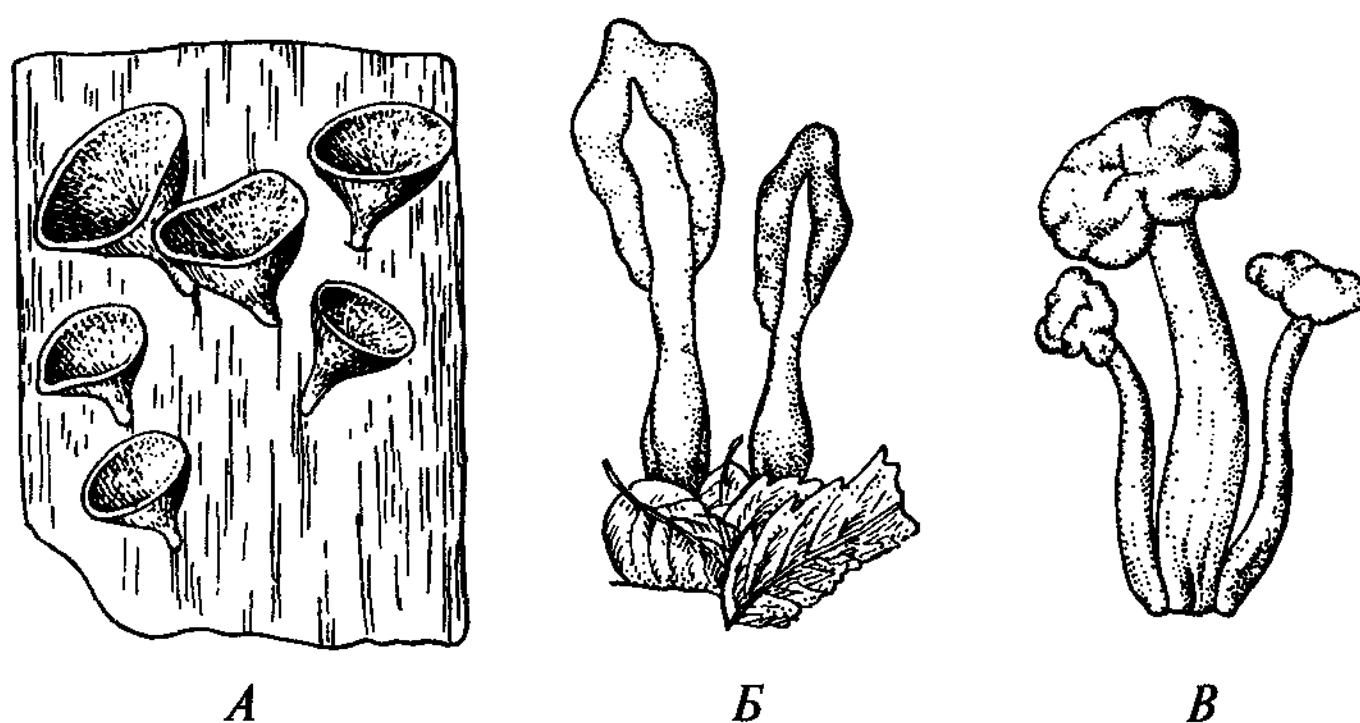


Рис. 144. Порядок Leotiales, апотеции:
А — *Bisporella*; *Б* — *Spathularia*; *В* — *Cudonia*

веера. Они четко дифференцированы на ножку и шляпку — как апотеции сморчковых грибов, на которые некоторые геоглоссовые очень похожи. Таковы, например, обычные представители этого семейства в лесах умеренного пояса — ***роды Spathularia*** и ***Cudonia*** (рис. 144), произрастающие на подстилке в ельниках и смешанных хвойных лесах. У геоглоссовых преобладают длинные многоклеточные аскоспоры, напоминающие аскоспоры спорыньевых. Их окраска может быть различной — от гиалиновых до темно-бурых.

Виды ***семейства орбилиевые*** (***Orbiliaceae***) имеют внешне непримечательные апотеции: мелкие, дисковидные, прозрачные, кожистые, с очень мелкими (меньше 1мкм в ширину) нитевидными аскоспорами.

Недавно было установлено, что некоторые виды ***рода Orbilia*** имеют анаморфы типа *Arthrobotrys*. Представители же этого формального рода давно были известны как наиболее активные хищные грибы, улавливающие нематод. Кроме того, для одного вида рода *Orbilia* показано, что он имеет анаморфу типа *Helicoon*. Это водно-воздушный гифомицет.

Порядок ритисмовые — Rhytismatales

Образующиеся в стромах плодовые тела имеют черную поверхность и различную форму: округлую, дисковидную или удлиненную. Они могут быть погруженными в субстрат или поверхностными. В строме может закладываться от одного до нескольких гимениев, которые первоначально закрыты слоем псевдопаренхимы. При созревании спор этот слой разрывается одной трещиной (щелью) или несколькими радиально расходящимися трещинами, так что его остатки приобретают вид звездочки. Иноперкулятные сумки обычно не имеют какого-либо выраженного апикального аппарата. Форма аскоспор от овальной до нитевидной. По окраске они варьируют от гиалиновых до бурых и часто одеты слизистым чехлом. Обычно аскоспоры одноклеточные или с одной перегородкой. Встречаются конидиальные спороношения, обычно типа целомицетов. Для одного представителя установлено, что его анаморфа — водный гифомицет. Считается, что в некоторых случаях мелкие конидии выполняют роль спермациев, однако для более крупных конидий доказана функция спор бесполого размножения.

К этому порядку относятся сапротрофы, грибные компоненты (микобионты) лишайников, эндофиты и патогены растений.

Для ***рода Rhytisma*** характерны стромы, имеющие обычно много апотециев каждая. На листьях клена паразитирует вид *R. acerinum*, образующий на них черные блестящие пятна (болезнь — черная пятнистость листьев клена). Гифы гриба распространяются преимущественно в клетках эпидермиса верхней стороны листа, разрушая его стенки и сплетаясь благодаря этому в строму, на которой развиваются конидиеносцы. К осени стромы утолщаются и чернеют, приобретая характер склероциев. Осенью в них появляются плоские полости — будущие апотеции, и в каждой из них закладывается несколько архикарпов, составленных из 2—3 многоядерных клеток. Антеридиев нет, и функцию оплодотворения выполняют спермации. К весне на опавших листьях в строме формируются длинные апотеции, радиально расходящиеся от центра и открывающиеся щелью (рис. 145, *А*, *Б*). Аскоспоры нитевидные, прямые или несколько изогнутые (рис. 145, *В*). Растения заражаются ими в конце весны.

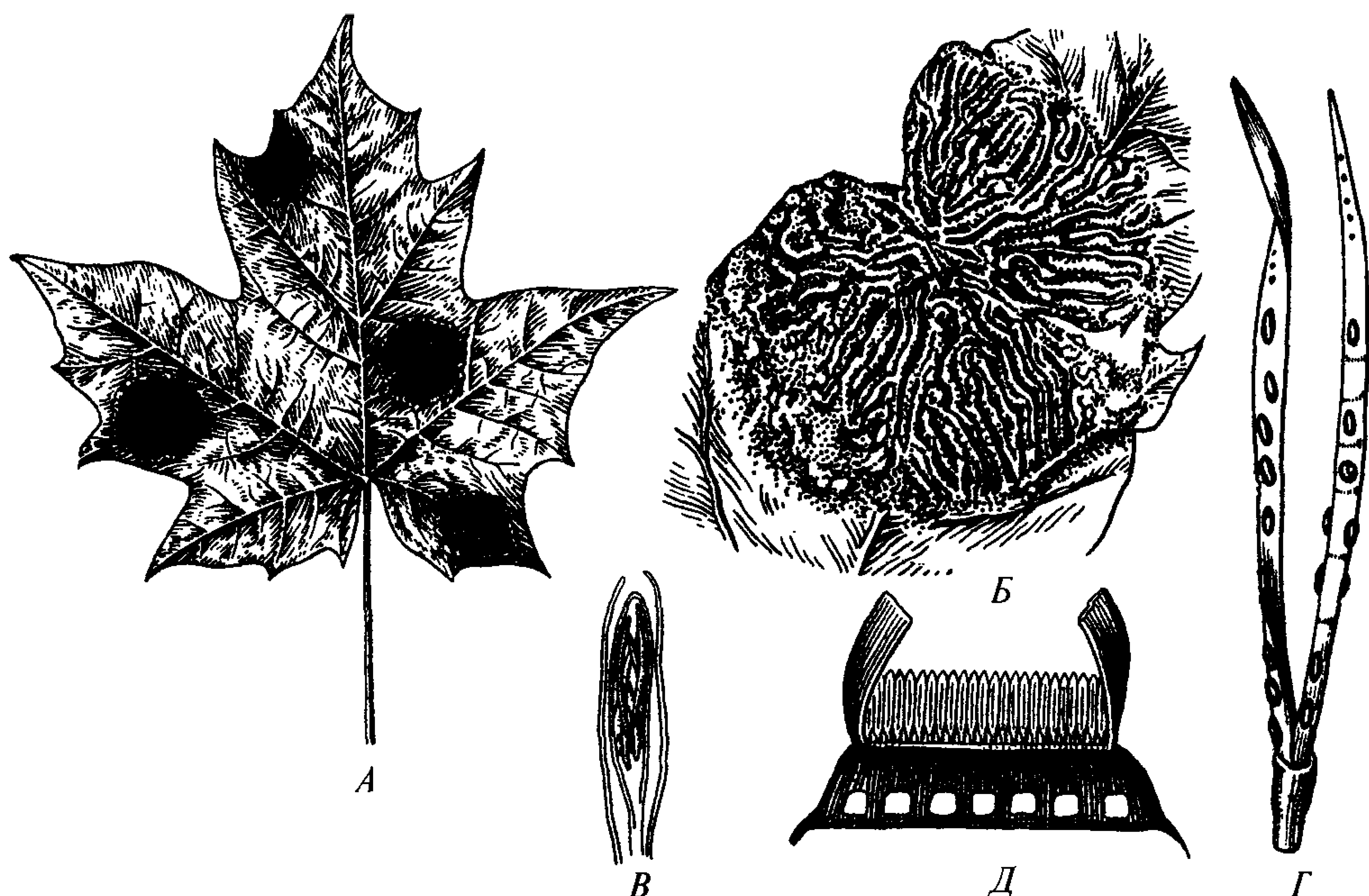


Рис. 145. Порядок Rhytismatales:

Rhytisma acerinum: *А* — пораженный лист клена; *Б* — апотеции в строме; *В* — сумка; *Lophodermium pinastri*: *Г* — апотеции на хвое сосны; *Д* — разрез апотеция

Виды ***рода Lophodermium*** относятся к числу паразитов игл хвойных пород. *L. pinastri* — возбудитель широко распространенной в лесных питомниках болезни сосны, называемой шютте. Пораженная хвоя желтеет и опадает. На ней образуются черные продолговатые апотеции гриба, при созревании раскрывающиеся продольной щелью (рис. 145, *Г*, *Д*). Поражаются и нижние ветви взрослых деревьев, но существенного ущерба дереву это не наносит.

Класс леканоромицеты — Lecanoromycetes

Почти все виды этого класса — лихенизированные грибы, т.е. грибы, входящие в состав лишайников (микобионты). Очень немногие представители класса — грибы, обитающие на лишайниках, в том числе как паразиты. К этому классу относится подавляющее большинство лихенизированных грибов, поэтому здесь можно дать общую характеристику лишайников как особой группы — совокупности своеобразных симбиотических жизненных форм.

Общая характеристика. В основном, леканоромицеты — лишайники с достаточно крупными слоевищами, хорошо видимыми невооруженным глазом. Однако есть и микроскопические формы. Для большинства видов характерны унитуникатные сумки с заметными расширением стенки наверху, открывающиеся по так называемому леканоровому типу (см. рис. 114).

Лишайники — это комплексные организмы, состоящие из гриба и водоросли. Грибной компонент носит название *микобионт*, водорослевый — *фо-*

тобионт (более старое название фикобионт в последнее время выходит из употребления).

Природа и состав лишайников. Двойственная природа лишайников до 60-х гг. XIX в. была неизвестна. Считалось, что это растения, схожие с некоторыми мохообразными, особенно печеночниками, также не имеющими разделения вегетативного тела на стебли и листья (может быть, и родственные им). Внешнее сходство породило и такие названия, как «олений мох», «исландский мох» и соответственно «бор-беломошник» для сосняка кладониевого и т.д. Впрочем, уже давно отмечалось, что лишайники в отличие от мохообразных никогда не бывают такого зеленого цвета, как зеленые водоросли и высшие растения («травяного»).

Подавляющее большинство видов микобионтов — аскомицеты, причем преимущественно дискомицеты, реже это пиреномицеты и локулоаскомицеты. Имеется небольшое число лишайников с микобионтами-базидиомицетами (гименомицетами). Иногда лишайником считают и специфический комплексный организм *Geosiphon pyriforme* из Zygomycota (см.с.172), однако в нем фотобионт (цианобактерия) располагается внутри гифы микобионта, что больше нигде не встречается. Правда, как и у грибов, не формирующих лишайники, плодовые тела у микобионтов встречаются далеко не всегда. У некоторых они, возможно, вообще никогда не образуются, так что и здесь существует проблема выяснения систематического положения «несовершенных лишайников».

Фотобионты — в основном зеленые водоросли. Очень часто это одноклеточные коккоидные водоросли из класса требуксиевых (Trebouxiophyceae) — виды родов *Trebouxia*, *Myrmecia*, *Cystococcus* и др., т.е. коккоидные формы типа *Chlorella* (виды самого этого рода в лишайники не входят), но могут быть представители родов *Cladophora* и *Trentepohlia*. Реже это синезеленые водоросли (цианобактерии) типа *Nostoc*. Всего у нескольких видов фотобионты относятся к охрофитам.

Обычно строго определенный вид гриба образует со строго определенным видом водоросли стабильный комплексный организм, четко отличающийся по морфологическим и биохимическим признакам. Он может рассматриваться как вид лишайников. Микобионт лишайника самостоятельного названия не имеет — его название автоматически является названием всего лишайника. Фотобионты имеют свои самостоятельные названия.

Как правило, ни микобионты, ни фотобионты лишайников в свободном виде в природе не встречаются, однако известны и факультативные лишайники. Например, иногда в симбиотические отношения с водорослью может вступать уже рассматривавшийся вид *Pyronema omphalodes*, на котором впервые были детально изучены половой процесс и образование сумок и плодовых тел у аскомицетов (см. с. 177).

Водоросль в результате фотосинтеза вырабатывает органические вещества, которые используются грибом. Гриб снабжает водоросль водой и минеральными солями. Однако взаимоотношения партнеров не совсем взаимовыгодные. Здесь наблюдается умеренный паразитизм: гриб паразитирует на водоросли, обычно не убивая, а лишь угнетая ее. Правда, бывают случаи, когда гриб убивает клетки водоросли.

Известно около 13 500 видов леканоромицетов. При этом число видов фотобионтов составляет лишь около ста. Таким образом, один и тот же фотоби-

онт может иметь несколько видов партнеров-грибов. Иногда близкородственные грибы ассоциированы с водорослями, которые также близко родственны. Так, у всех видов обширнейшего рода *Cladonia* фотобионты относятся только к роду *Trebouxia*. В то же время виды рода *Trebouxia* могут быть ассоциированы с самыми разными, весьма не родственными грибами.

В состав лишайника может входить больше двух партнеров; слоевище некоторых видов лишайников может включать три или даже четыре компонента. Довольно часто трехкомпонентные лишайники имеют по два фотобионта: зеленую водоросль (так называемый первичный фотобионт) и цианобактерию (так называемый вторичный фотобионт, обычно локализованный в специальных дифференцированных внутренних или внешних структурах — *цефалодиях*). Таким образом, лишайники, фотосинтез у которых осуществляется главным образом зелеными водорослями, могут получать азот благодаря присутствию и цианобактерий.

Морфология лишайников. Форма и величина слоевищ разнообразны. Размеры некоторых из них могут составлять всего несколько миллиметров, однако чаще они достигают нескольких — иногда десятков — сантиметров. Почти всегда основу вегетативного тела составляет гриб; лишь у немногих лишайников микобионт и фотобионт имеют примерно одинаковую биомассу или даже фотобионт преобладает.

По строению вегетативного тела лишайники обычно подразделяются на три основных типа: *накипные* (*корковые*), *листоватые* и *кустистые*. Между ними существуют переходные формы.

Накипные лишайники в виде налетов или корочек — порошковатых, бугорчатых, зернистых или гладких — покрывают субстрат и полностью прирастают к нему, так что отделить их от него невозможно (рис. 146, *А*). Если требуется собрать накипные лишайники, их берут с частью субстрата. Например, для сбора накипных лишайников, обитающих на камнях, соответствующие части камня отбивают с помощью молотка и зубила. Аналогично для сбора накипных лишайников, поселяющихся на коре деревьев, используют ножи и топоры.

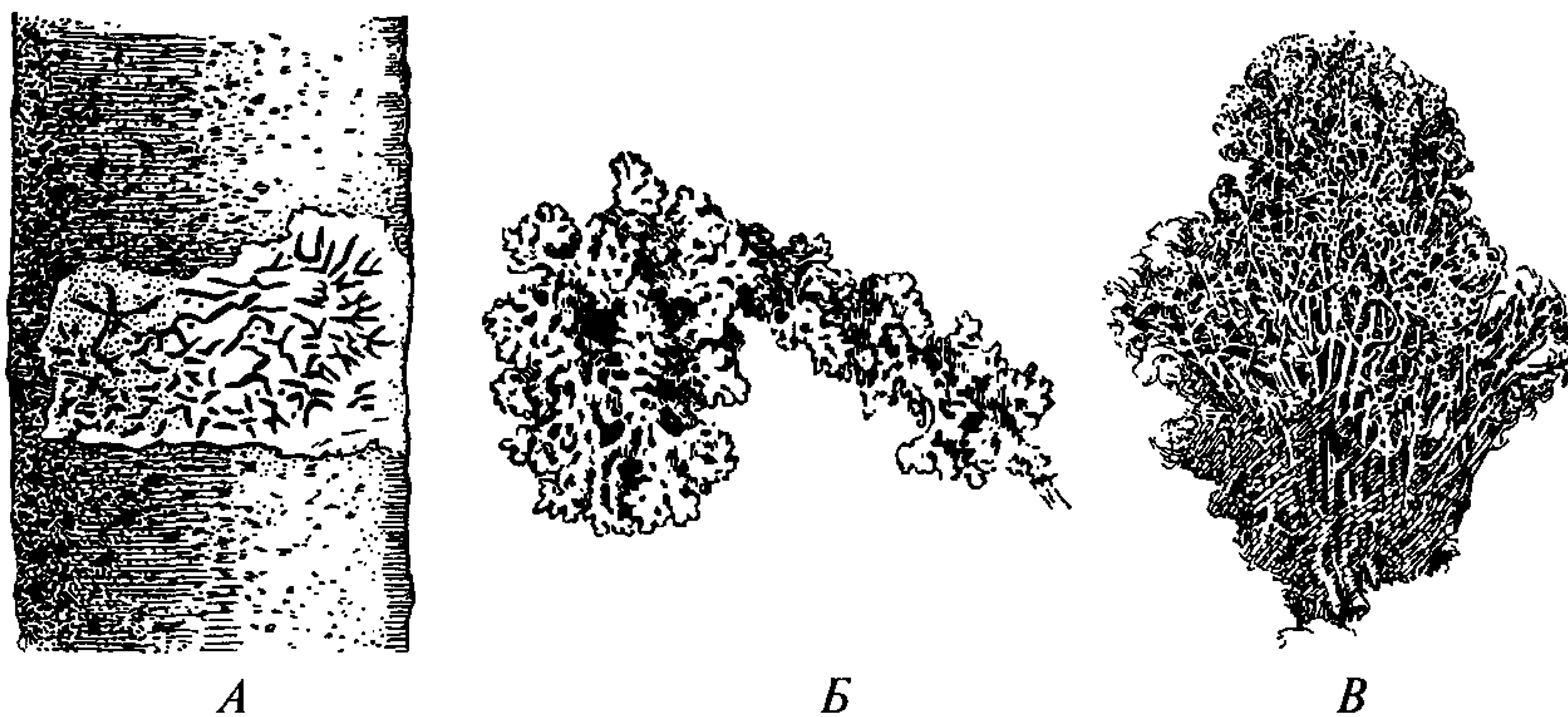


Рис. 146. Типы слоевищ лишайников:

А — накипное (*Graphis scripta*); *Б* — листоватое (*Hypogymnia physodes*); *В* — кустистое (*Cladonia stellaris*)

Листоватые лишайники имеют вид пластин, часто сильно рассеченных на лопасти (рис. 146, *Б*). Они свободно располагаются на субстрате или чаще прикрепляются к нему, но не всей нижней стороной, как накипные, а обычно с помощью отдельных гиф или пучков гиф гриба.

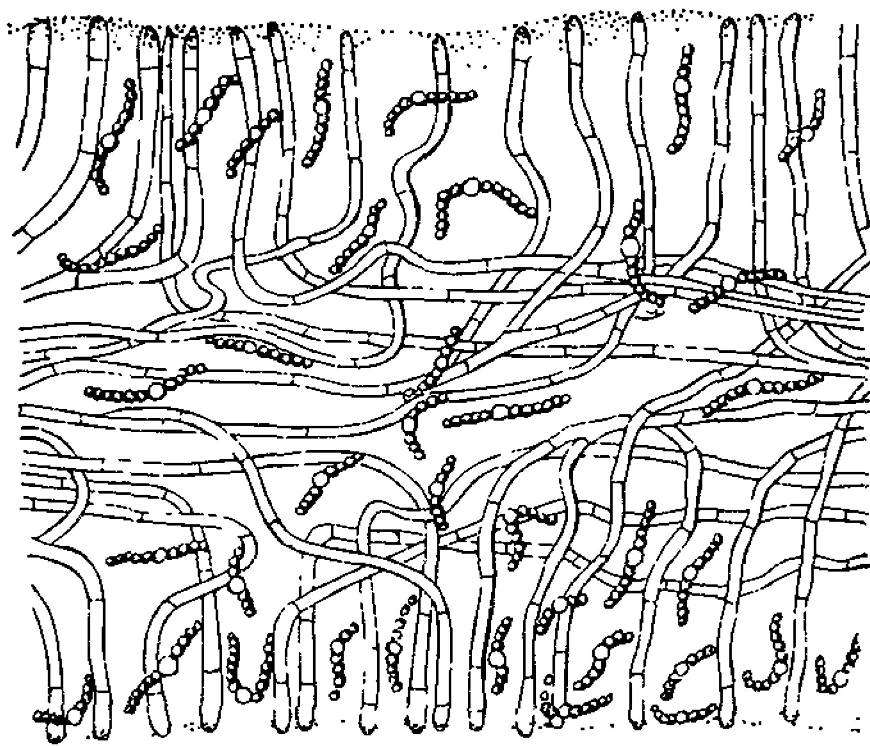


Рис. 147. Вертикальный разрез гомеомерного слоевища лишайника (*Collema*)

У некоторых видов они частично прирастают к субстрату (представляя таким образом переходный вариант от накипного к листоватому слоевищу).

Кустистые лишайники имеют вид кустиков или маленьких деревьев. Они растут или вверх от субстрата, или вбок, или свисают вниз (рис. 146, *В*).

В сечении слоевища лишайников могут быть *плоскими* (у всех накипных и листоватых и некоторых кустистых) или *округлыми* (у большинства кустистых).

Анатомически различают *два типа слоевищ* лишайников — *гомеомерный* (у сравнительно немногих видов) и *гетеромерный* (у подавляющего большинства).

У ***гомеомерных*** лишайников водоросль и гриб равномерно «перемешаны» между собой. При этом основу слоевища составляют нити фотобионта, а в выделяемой ими слизи по всем направлениям проходят грибные гифы (рис. 147).

В ***гетеромерном*** слоевище четко различимы слои: кора, слой фотобионта и сердцевина (рис. 148, 149). Если слоевище дорсовентральное (рис. 148), то обычно имеются плотные слои гиф у поверхности: *верхняя* (*1*) и *нижняя* (*4*) *кора*, средняя часть из гиф, *сердцевина* (*3*), более рыхлая. *Слой водоросли* (*2*) располагается между верхней корой и сердцевиной. На поперечном срезе округлых слоевищ (рис. 149) слой водоросли выглядит как кольцо (*2*), снаружи слоевища обычно имеется кора (*1*). Однако у некоторых лишайников кора может в той или иной мере отсутствовать. Так, например, у видов рода *Peltigera*, имеющих довольно крупные листоватые слоевища (рис. 157), отсутствует нижняя кора, а у некоторых лишайников из рода *Cladonia* на округлых в сечении «стволиках» кора может иметься лишь местами или ее совсем нет.

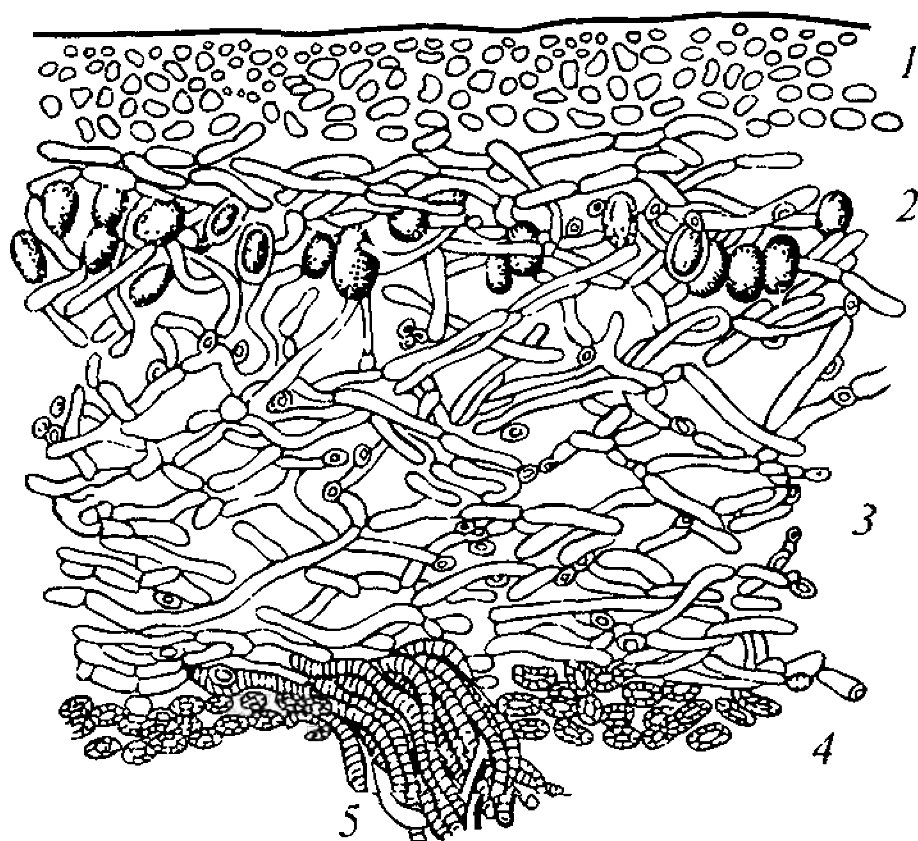


Рис. 148. Вертикальный разрез гетеромерного дорсовентрального слоевища лишайника:

1 — верхняя кора; *2* — водоросли (слой фотобионта); *3* — сердцевина; *4* — нижняя кора; *5* — ризина

Метаболизм. Микобионты лишайников продуцируют вторичные метаболиты, которые получили название *лишайниковые вещества*, или *лишайниковые кислоты*. Хотя эти вещества могут образо-

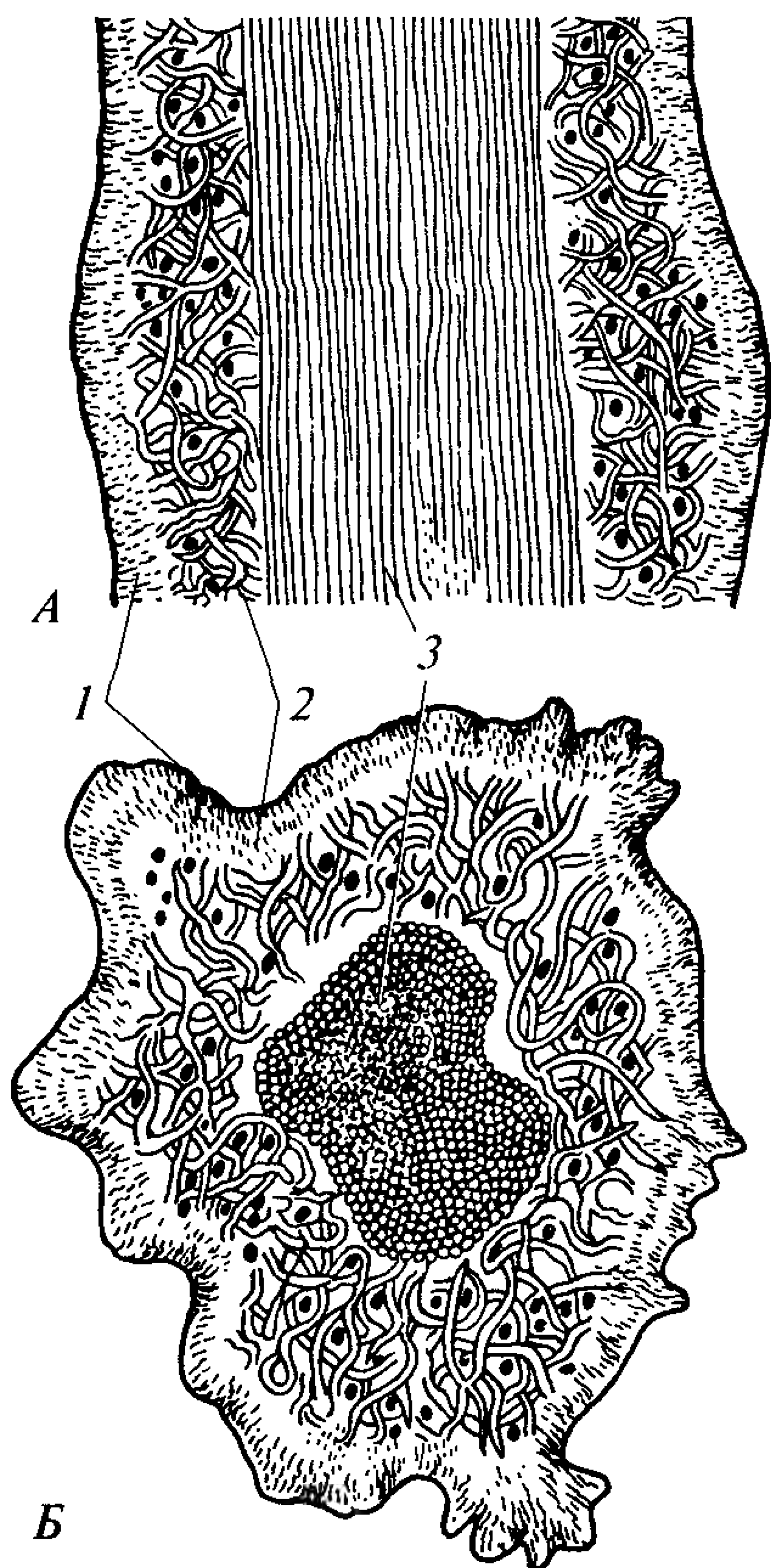


Рис. 149. Продольный (*А*) и поперечный (*Б*) разрезы гетеромерного дорсовентрального слоевища лишайника (*Usnea*):

1 — коровый слой; *2* — зона водорослей (зона фотобионта); *3* — сердцевина

ваться и при выращивании гриба в чистой культуре, интенсивность их образования тогда значительно ниже, чем в слоевищах лишайников в присутствии соответствующего фотобионта. Известно, что эти метаболиты участвуют в биогеохимическом выветривании скальных пород и почвообразовании. В некоторых почвах лишайниковые метаболиты играют важную роль как хелатирующие агенты и антибиотики. Вторичные метаболиты лишайников могут также замедлять разложение их слоевищ грибами и подавлять развитие личинок беспозвоночных, питающихся лишайниками.

Вегетативное размножение. У лишайников очень часто наблюдается вегетативное размножение, играющее у многих видов основную роль в их воспроизведении или даже являющееся единственным способом размножения. Оно осуществляется путем *фрагментации* или с помощью специальных образований — *соредиев* и *изидиев*. Фрагментация

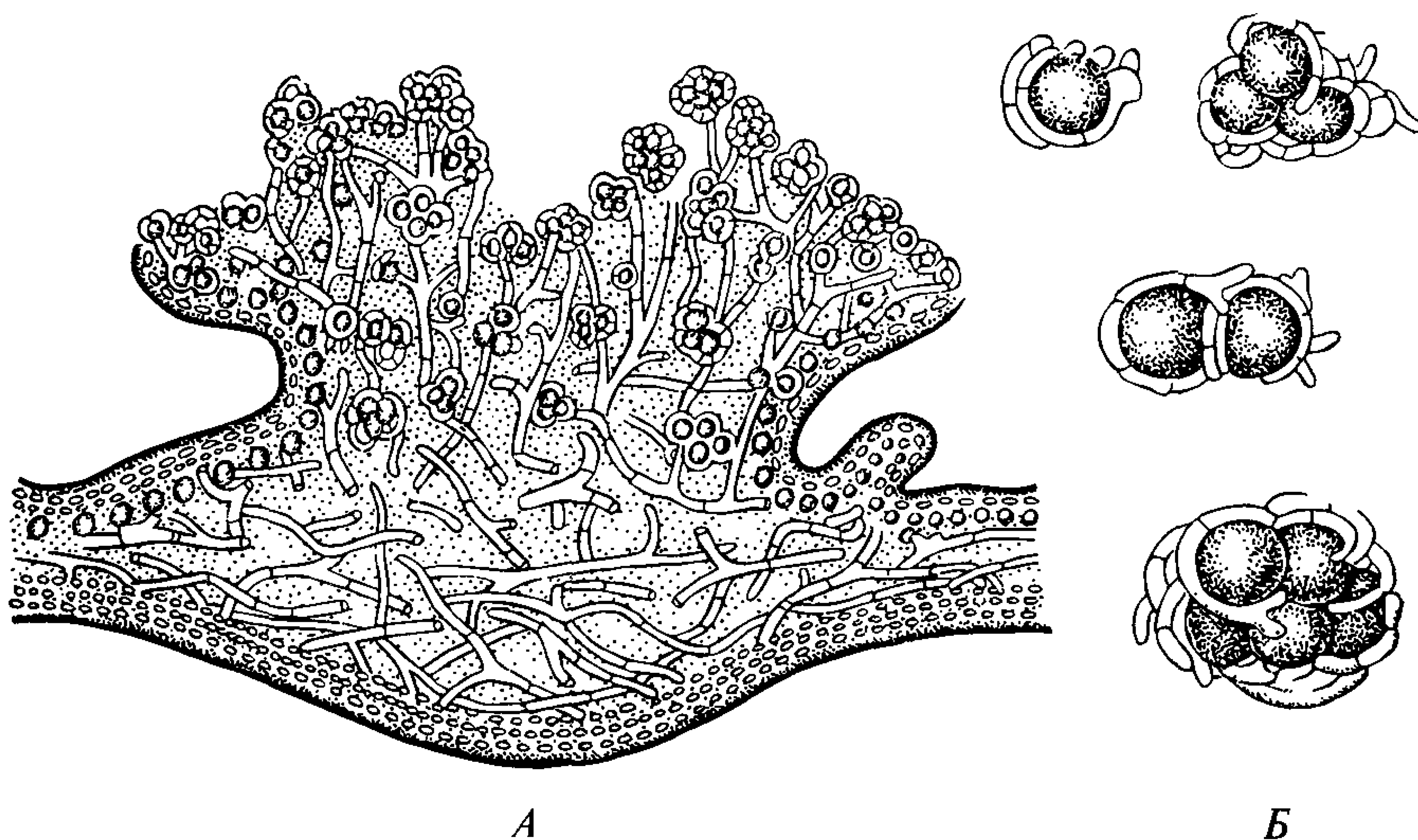


Рис. 150. Сораль:

А — разрез сораля; *Б* — отдельные соредии

происходит при механическом повреждении. Хрупкие в сухую погоду лишайники легко ломаются, когда их задевают. Например, наступая на них, животные или люди могут переносить фрагменты слоевищ на те или иные расстояния. Перенос осуществляется также ветром. Попав в подходящие условия, фрагменты прорастают в новые слоевища.

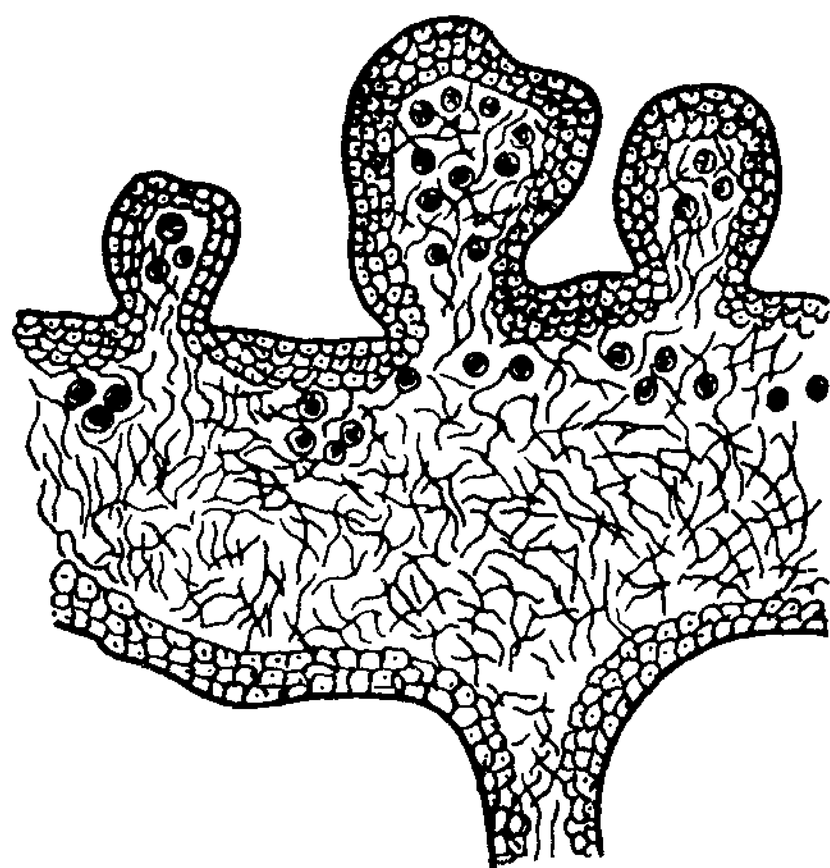


Рис. 151. Вертикальный разрез слоевища с изидиями

Соредии — это мелкие комочки, состоящие из одной или нескольких клеток фотобионта, которые окружены грибными гифами (рис. 150, *Б*). Они образуются в зоне водорослей и располагаются двояко. У некоторых лишайников (например, многих кладоний) соредии образуют слой по поверхности слоевища, покрывая нередко значительную его часть. У других лишайников закладывается скопление соредиев в виде компактной структуры — *сораль* (рис. 150, *А*). Внешне он обычно напоминает бородавочку. Под давлением развивающихся соредиев кора прорывается и сораль с их порошащей массой становится заметен. Иногда на соредии распадается значительная часть или все слоевище — возникает так называемая *лепрозная форма*. Есть виды лишайников, слоевище которых постоянно существует в виде массы соредиев. Соредии разносятся ветром, каплями дождя, на теле животных. Попав в благоприятные условия, они развиваются в новые слоевища.

Изидии — это выросты слоевища, состоящие как из гиф гриба, так и из клеток фотобионта (рис. 151). Они имеют форму бугорков, палочек или чешуек. Изидии в разной степени дифференцированы — иногда точно так же, как само слоевище, на кору, слой фотобионта и сердцевину. Отламываясь, изидии переносятся, как и соредии, дождем или ветром, чтобы в благоприятных условиях развить новые слоевища.

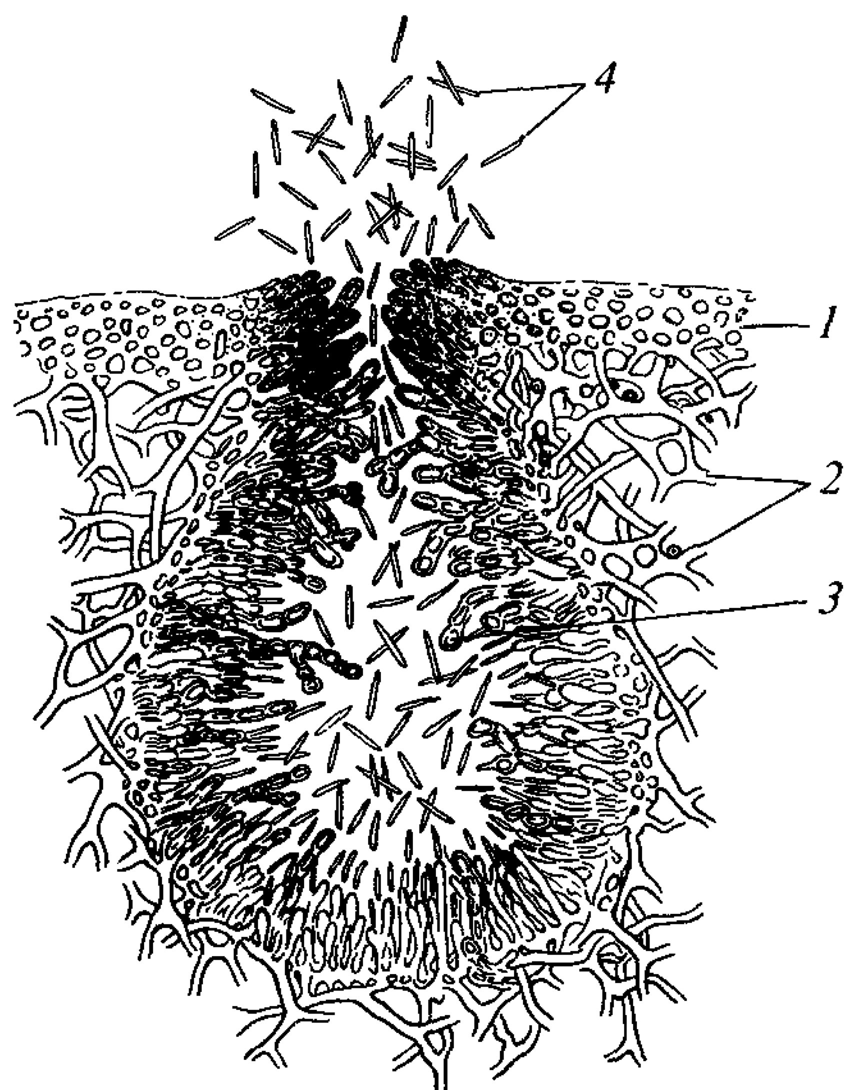


Рис. 152. Пикнидий (продольный разрез):

1 — коровый слой слоевища; *2* — сердцевина; *3* — конидиеносцы; *4* — пикноконидии

Хотя типичные соредии и типичные изидии резко различаются по размерам и облику, переход между ними очень плавный. Существуют крупные соредии, похожие на изидии (*изидиозные соредии*), и мелкие изидии, похожие на соредии (*соредиозные изидии*).

Бесполое размножение. Вопрос о бесполом размножении лишайников остается спорным. У многих видов имеются разнообразного строения *пикнидии*, в которых развиваются споры (рис. 152). Однако, по мнению многих иссле-

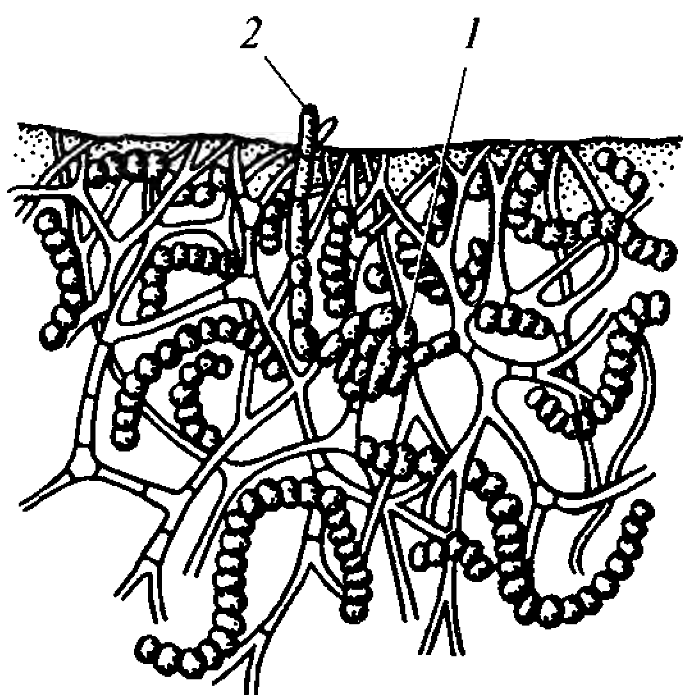


Рис. 153. *Collema* (продольный разрез).
Виден многоклеточный архикарп, состоящий из аскогона (*1*) и трихогины (*2*)

дователей, в функциональном отношении эти споры — не конидии, т.е. не споры бесполого размножения, прорастающие в новый мицелий, а спермации, выполняющие половую функцию (подобно пикниоспорам ржавчинных грибов).

Половое размножение. При половом размножении микобионтов (обычно имеются архикарпы, рис. 153) формируются ***плодовые тела***. У большинства лишайников это *апотеции*, меньшее число лишайников имеет *перитеции* и *псевдотеции*. Микобионты, относящиеся к базидиомицетам, образуют плодовые тела типа тех, которые характерны для ряда афиллофороидных и агарикоидных базидиомицетов. Плодовые тела у лихенизированных аскомицетов многолетние, а у базидиомицетов однолетние или живущие несколько (но немного) лет.

Перитеции (рис. 154) более или менее погружены в слоевище, и их верхние части заметны в виде темных точек. Внутреннюю полость перитеция, где образуются сумки со спорами, окружает *эксципул* — темная или светлая оболочка, состоящая из нескольких слоев гиф. Нередко снаружи эксципул покрыт еще одной оболочкой — *покрывальцем*, как правило, темным или совсем черным. Оно может охватывать эксципул со всех сторон или покрывать лишь одну его половину; иногда покрывальце развито лишь у выводного отверстия или вообще отсутствует. В нижней и боковой частях перитеция развивающиеся сумки и парафизы образуют гимениальный слой. Он развивается на *гипотеции* — узком зернистом слое, прилегающем к внутренней стенке перитеция. У некоторых лишайников, как и у многих нелихенизированных грибов, имеющих перитеции, парафизы вообще не образуются или рано расплываются в слизь. Около выводного отверстия могут развиваться перифизы (рис. 154) — нитевидные гифы, служащие для защиты всего внутреннего ядра перитеция и способствующие выбрасыванию аскоспор.

Апотеции лишайников могут быть разных размеров и формы. У очень многих накипных и листоватых лишайников они чаще всего выглядят как небольшие (диаметром примерно до 2 мм) блюдца или пуговицы на поверхности слоевища. Развиваются апотеции на верхней стороне слоевищ и только у представителей родов *Nephroma* и *Nephromopsis* — на нижней стороне лопастей, которые при созревании апотециев заворачиваются наверх. У кустистых лишайников из рода *Cladonia* апотеции имеют форму небольших коричневых или красных шариков. У некоторых накипных лишайников апотеции имеют вид вытянутых линий, иногда разветвленных. Это так называемые *гистеротеции*.

В апотециях можно различить центральную часть — диск и периферическую часть — выпуклый валик, окружающий диск. На поверхности диска развивается гимениальный слой. Он образован, как и обычно у дискомицетов, из сумок и парафиз. Парафизы тонкие, простые или разветвленные. По высоте они обычно несколько превосходят сумки, а их свободные верхние концы бывают булавовидно утолщены и окрашены в коричневатый, зеленоватый или

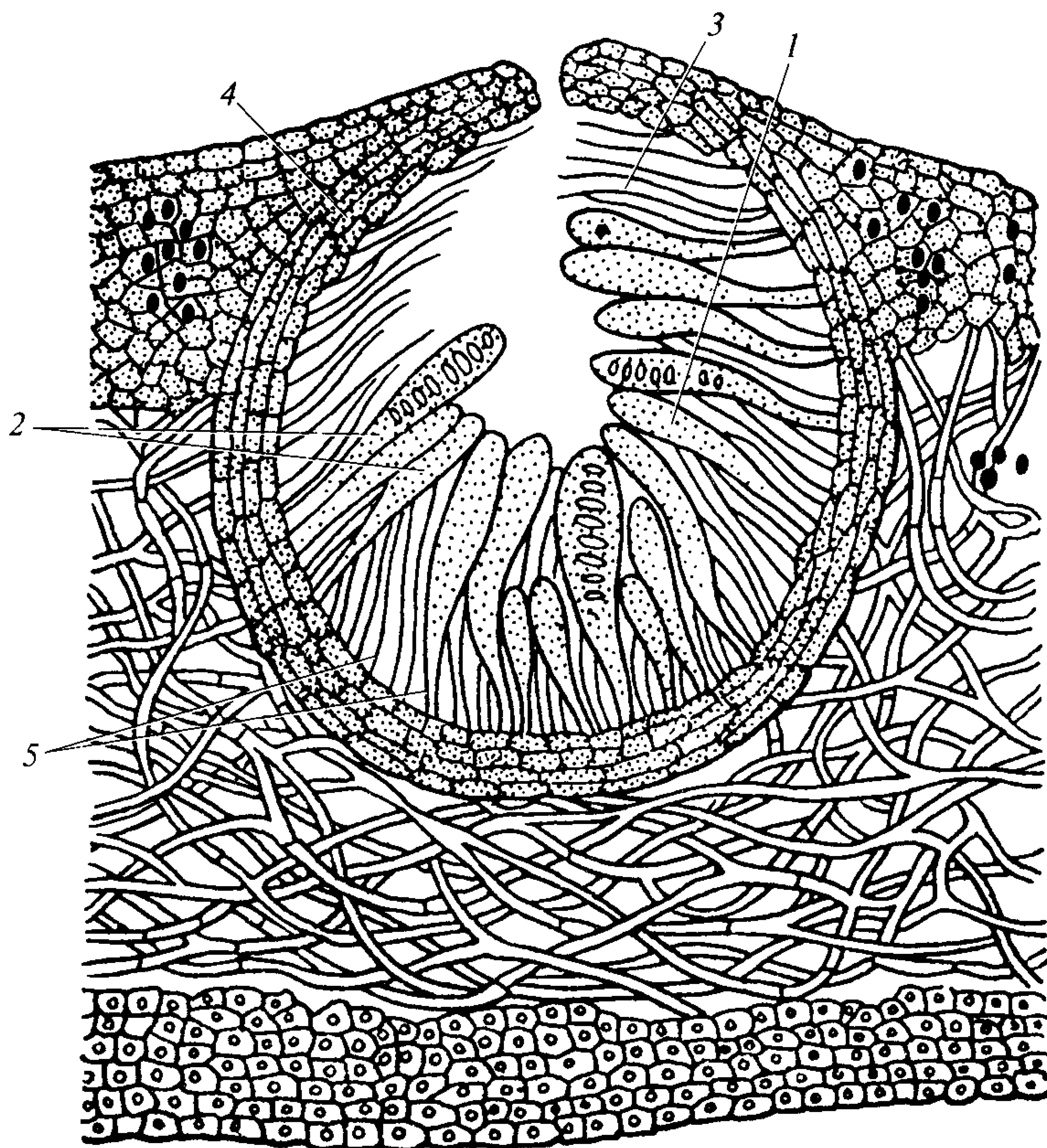


Рис. 154. Перитеций (продольный разрез):
1 — гимениальный слой; *2* — сумки; *3* — перифизы; *4* — эксципул; *5* — гипотеций

другие цвета. Эти окрашенные утолщенные вершины парафиз, плотно прилегая друг к другу, образуют над сумками защитный слой — *эпитеций*. От его окраски зависит окраска диска. Под гимениальным слоем расположен гипотеций — слой, состоящий из плотно переплетенных гиф. В нем расположены архикарпы (аскогоны), дающие начало сумкам.

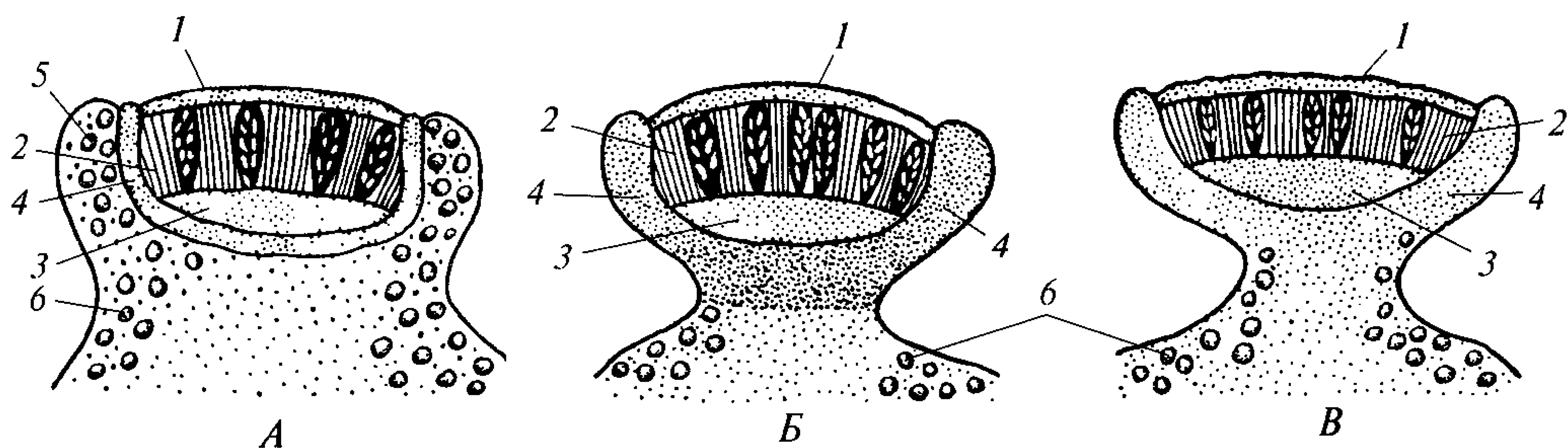


Рис. 155. Продольный разрез через апотеции разных типов:
А — леканоровый; *Б* — лецидеевый; *В* — биаторовый; *1* — эпитеций; *2* — гимениальный слой (теций); *3* — гипотеций; *4* — эксципул; *5* — слоевищный край; *6* — зона водорослей

Различают несколько типов апотециев в зависимости от строения края: *леканоровые*, *лецидеевые* и *биаторовые* (рис. 155).

Диск *леканоровых* апотециев окружен *слоевищным краем*, который всегда содержит водоросли. Строение и окраска его очень похожи на строение и окраску слоевища. На срезе в нем можно различить коровый слой, слой водорослей и слой рыхлой сердцевины (рис. 155, *А*). Леканоровые апотеции легко распознаются и по внешнему облику: их край всегда окрашен иначе, чем диск, причем диск обычно темнее, а край светлее и ближе к окраске слоевища.

У *лецидеевых* апотециев края и диск окрашены одинаково. Темный край, в отличие от слоевищного края леканоровых апотециев, носит название *собственного края*. Он никогда не содержит водорослей и отличается по строению от слоевища: он состоит из темных, плотно прилегающих друг к другу гиф, которые образуют вокруг диска валик — *эксципул* (рис. 155, *Б*). Такие апотеции обычно черные и очень твердые.

Биаторовые апотеции по строению похожи на лецидеевые: у них тоже имеется собственный край, образованный эксципулом. Однако в отличие от лецидеевых апотециев гифы, образующие эксципул, и сами апотеции окрашены в светлые тона (никогда не бывают черными) и отличаются очень мягкой консистенцией (рис. 155, *В*).

Гистеротеции отличаются от обычных апотециев сильно вытянутой, линейной формой. Обычно они имеют вид штрихов, простых или разветвленных линий. В них также можно различить диск и край. Диск очень узкий, напоминающий тонкую полоску, а край (который может быть и собственным, и слоевищным) сильно возвышается над ним.

Сумки лишайников могут быть самой разной формы: цилиндрической, булавовидной, грушевидной и т.д. Размер их обычно в пределах 40—75 мкм в длину и 15—25 мкм в ширину, но у некоторых видов может быть до 400 мкм в длину и 90 мкм в ширину.

У большинства лишайников сумки *унитуникатные*, раскрывающиеся, как правило, по леканоровому (ростральному) способу, описанному при общей характеристике аскомицетов. Встречаются также *битуникатные* сумки, раскрывающиеся, как и битуникатные сумки нелихенизированных грибов.

Число аскоспор в сумке — достаточно стабильный признак для родов и видов лишайников. Чаще всего их 8, но может быть как меньше, так и больше. У некоторых лишайников в сумке развивается всегда лишь одна очень крупная спора. Наоборот, может быть и до 200 мелких спор в сумке.

Споры лишайников очень разнообразны по величине и строению (рис. 156). Они могут быть как бесцветными, так и окрашенными (обычно коричневые). Обычно длина их 1—50 мкм, ширина 0,5—10 мкм. Самые крупные споры у накипного лишайника *Bacidia margi-*

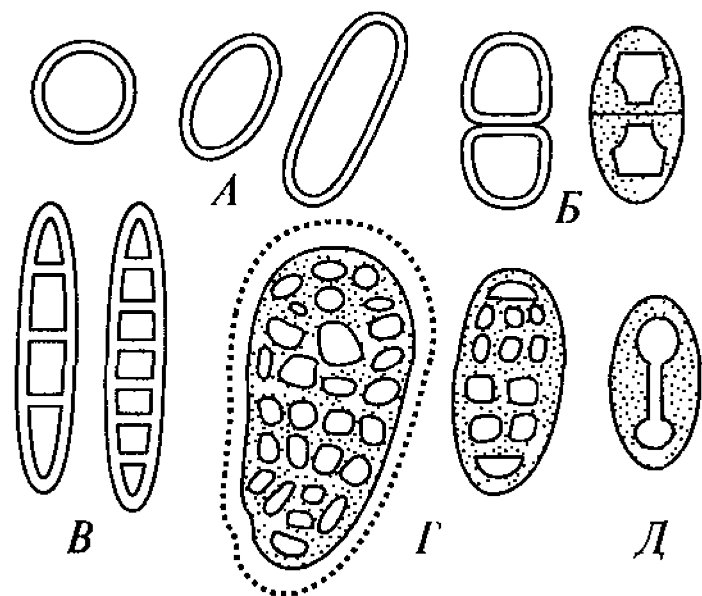


Рис. 156. Аскоспоры лишайников:

А — одноклеточные; *Б* — двуклеточные; *В* — многоклеточные с поперечными перегородками; *Г* — муральные (с поперечными и продольными перегородками); *Д* — биполярные

nalis, растущего на Филиппинах и Суматре, на листьях вечнозеленых растений: они достигают в длину 525 мкм.

По форме споры могут быть шарообразными, яйцевидными, веретеновидными, игловидными. Вытянутые в длину споры могут быть прямыми, согнутыми или спирально закрученными. Споры могут одноклеточными, двуклеточными, состоящими из многих клеток. Нередко встречаются муральные (разделенные и продольными, и поперечными перегородками) споры.

Освобождение аскоспор обычно активное, как и у большинства нелихенизированных грибов, и лишь у немногих пассивное.

У ряда видов имеются гимениальные водоросли: фотобионт попадает в закладывающиеся плодовые тела и размножается в них. Созревшие споры выбрасываются вместе с фотобионтом, используемым прорастающими спорами грибов для формирования слоевища лишайника.

Споры микобионта при благоприятных условиях порастают в гифы, которые, ветвясь и переплетаясь, развивают зачаточные слоевища — прототалломы. Для дальнейшего формирования лишайника необходим контакт прототаллома с соответствующими водорослями и подходящие экологические условия.

Экология лишайников. Лишайники в целом очень неприхотливы в отношении многих факторов внешней среды. Так, они обычно легко выносят длительное высушивание, замораживание или высокие температуры. Субстраты, на которых растут лишайники, часто бывают совершенно непригодными для обитания практически любых других живых организмов: например, кора деревьев, обнаженная древесина, почва, листья, кости животных и т.д. Они осваивают и искусственные субстраты: бетон, шифер, железо и т.д. Вместе с тем, растут лишайники очень медленно и часто вытесняются мхами или сосудистыми растениями. Благодаря таким особенностям роста, лишайники оказываются первопоселенцами тех мест, где не могут жить другие организмы, и в самом прямом смысле готовят почву для новых обитателей. Поселяясь, например, на голом камне, они частично разрушают его своими выделениями. На лишайниках оседает пыль; они сами постепенно отмирают и образуют перегной. Возникает первичная почва, на которой поселяются прежде всего мхи, которые вытесняют лишайники.

Очень важным лимитирующим фактором для лишайников является загрязнение окружающей среды. Некоторые виды очень чувствительны к любым загрязнителям даже в очень малых концентрациях (например, *Lobaria pulmonaria*), другие же, наоборот, относительно устойчивы, т.е. полеотолерантны, например *Hypogymnia physodes*. Известны также виды, более чувствительные к одним веществам и менее чувствительные к другим. При улучшении экологической обстановки происходит возобновление лишайников. Сначала появляются более полеотолерантные виды, потом более чувствительные к загрязнению.

Некоторые лишайники достаточно жестко привязаны к тому или иному определенному субстрату. Одни из них обитают на камнях, другие на почве, третьи на коре деревьев и т.д. Есть виды, которые встречаются исключительно на каком-либо определенном субстрате, другие менее «разборчивы» в этом плане. Как оказалось, отношение к субстрату может меняться. Так, вид *Vulpicida pinastri* (*Cetraria pinastri*), обитающий на севере России, до недавнего времени встречался почти исключительно на коре деревьев и лишь крайне редко на

камнях. В настоящее время этот лишайник на деревьях встречается все реже, а на камнях — все чаще.

Отмеченная ранее неприхотливость к местообитаниям не мешает, тем не менее, достаточно четко подразделить лишайники на ряд экологических групп. Разные авторы выделяют разное число таких групп, но в любом случае основные из них следующие.

Эпигейные лишайники обитают на почвах, бедных питательными веществами (песчаных, торфянистых и т.п.), малопригодных для развития других организмов, прежде всего высших растений. Огромные пространства тундр и лесотундр покрыты лишайниками. Это в основном *кустистые* формы. Преобладают здесь обычно виды секции *Cladinae* рода *Cladonia*, а также виды родов *Alectoria*, *Cetraria*, *Stereocaulon*. Ковер из кладоний характерен для сосновых лесов на бедных песчаных почвах («боров-беломошников»).

В лесах наряду с различными кустистыми лишайниками встречаются также (но не покрывают значительные площади) *листоватые* лишайники из родов *Peltigera*, *Nephroma* и др. Однако они чаще всего достаточно четко ассоциированы с мхами, развиваясь поверх них. Такие лишайники, видимо, правильнее трактовать как представляющие особую экологическую группу — ***эпибриофитные*** лишайники. Встречаются и накипные эпигейные лишайники. Так, на севере России нередко на почве, особенно утрамбованной (например, на тропах), можно встретить *Icmadophila ericetorum*.

К эпигейным лишайникам относятся не только прикрепленные формы, но и так называемые *кочующие формы*, у которых связь с почвой практически отсутствует, так что они переносятся ветром наподобие «перекати-поле» (например, *Aspicilia esculenta*).

Эпигейные лишайники играют важную роль в процессе почвообразования. Поселяясь на почвах, бедных органическими веществами, они обогащают их своими выделениями, а также веществами, образующимися в результате разложения отмерших частей слоевищ. Эти же выделения влияют на видовой состав и обилие почвенных бактерий, актиномицетов, микроскопических грибов и водорослей, подавляют или стимулируют рост сосудистых растений, особенно на первых этапах их развития. В плотном покрове из лишайников могут «зависать» семена высших растений, в результате чего они не достигают почвенного слоя. Меняя форму в зависимости от влажности, лишайники способны выдергивать проростки растений из земли, от чего те гибнут.

Эпифитные лишайники обитают на коре стволов и ветвей деревьев и кустарников. Это могут быть *листоватые* и *накипные*, реже *кустистые* формы. Иногда различают *эпифлеоидные* лишайники, растущие на поверхности коры, и *гипофлеоидные*, слоевища которых произрастают под корой.

На гладкой коре многих древесных пород развивается *Graphis scripta* (см. рис. 146, *А*). Очень распространены листоватые эпифиты, например *Hypogymnia physodes* (см. рис. 146, *Б*), *Parmelia sulcata* или некоторые виды рода *Physcia* и близких родов. Из кустистых лишайников можно назвать эвернию сливовую, или «дубовый мох» (*Evernia prunastri*, см. рис. 161), некоторые виды рода *Ramalina*. Виды родов *Bryoria* и особенно *Usnea* часто в виде «бород» свисают вниз с ветвей — их иногда трактуют как особый морфологический тип *повислых лишайников*. Существует некоторая привязанность разных видов к определенным видам деревьев или кустарников и их частям: основанию, средней и верхней

части стволов, ветвям. Лишайники основания стволов (и соответственно пней) иногда рассматривают как отдельную экологическую группу, промежуточную между собственно эпифитами и эпигейными лишайниками.

В тропиках отмечали паразитизм микобионтов эпифитных лишайников на дереве, однако и там существенного вреда они не наносили. В районах умеренного климата такого явления не наблюдалось. Тем не менее эпифитные лишайники явно отрицательно влияют на заселяемое ими дерево или кустарник (форофит). Они затрудняют доступ воздуха к коре, способствуют накоплению влаги и являются приютом для насекомых и грибов, многие из которых разрушают древесину. На медленно растущем дереве лишайники обычно развиваются лучше, а чем лучше развивается лишайник, тем больше угнетается дерево, и в конечном итоге оно может погибнуть.

Таким образом, хорошо развитый на коре покров лишайников обычно свидетельствует об ослабленном жизненном состоянии дерева. Однако отсутствие на дереве лишайников не всегда свидетельствует о его хорошем состоянии: это может быть связано и с загрязнением воздуха, так как лишайники очень чувствительны к загрязнению окружающей среды.

Возможен переход эпифитных лишайников с коры на мелкие веточки, листья и хвою. Например, *Hypogymnia physodes*, развиваясь на ветвях ели, может переходить отчасти на хвою. В этом случае можно говорить о переходе к следующей экологической группе.

Эпифильные лишайники обитают на листьях вечнозеленых пород (в том числе хвое). Таких лишайников немного; обитают они, главным образом, в тропиках и субтропиках.

Как особая экологическая группа обычно рассматриваются ***эпиксильные лишайники***, обитающие на обработанной древесине или древесине мертвых деревьев или их частей, где отстала кора. В основном это те же виды, что и растущие в качестве эпифитов или как эпигейные, но в таких условиях внешний вид их может заметно отличаться: так, лопасти слоевищ у листоватых форм обычно у́же, окраска более серая. К этой экологической группе относятся многочисленные виды накипных, листоватых и кустистых лишайников. Эпиксилов, практически не встречающихся на других субстратах, мало. К их числу можно отнести, например, *Cladonia botrytes.*

Эпилитные лишайники обитают на каменистом субстрате: крупных скальных монолитах, отдельных валунах, щебне и т.д. Это в основном *накипные* и *листоватые* формы. Кустистые формы среди эпилитов встречаются редко. Накипные формы могут быть частично или полностью погруженными в мелкие трещинки в камне — это так называемые *эндолитные* формы. Среди эпилитов есть формы, обитающие на известняках, и формы, обитающие на силикатных породах.

На каменистом субстрате существует несколько форм конкурентных взаимоотношений между разными видами лишайников, а также между лишайниками и мхами. Так, может быть нарастание слоевищ одного вида лишайников на слоевища другого, прорыв слоевища лишайника слоевищем другого вида, остановка в росте обоих слоевищ или взаимное разрушение в месте контакта с образованием «нейтральной» зоны (аллелопатическое действие). Сходные взаимодействия существуют также между мхами и лишайниками.

Как уже упоминалось, лишайники-эпилиты принимают участие в биологическом выветривании горных пород и начальных стадиях почвообразования

на них. Гифы микобионта, проникая по мельчайшим трещинкам в субстрат, постепенно разрушают его. Этому процессу способствуют и лишайниковые кислоты, образующие различные комплексы с катионами горных пород. Наблюдается определенная закономерность в заселении лишайниками каменистой поверхности. Так, неровная поверхность, где скапливается влага, более пригодна для развития там листоватых и кустистых лишайников, а на гладкой поверхности обильнее накипные лишайники.

В отдельную группу можно выделить ***лишайники техногенных субстратов***, развивающиеся на таких субстратах, как бетон, шифер, железо и т.д.

Есть ***водные (амфибические) лишайники***, произрастающие в непосредственной близости от воды (в зоне брызг, приливов, прибоев и т.п.). Одно из приспособлений к жизни в этих условиях — защита органов размножения микобионта. Например, у *Dermatocarpon miniatum* они закладываются глубоко в слоевище.

Распространение и значение в природе. Ареалы разных видов лишайников могут быть от очень широких до очень узких. Известны виды, встречающиеся практически на всех континентах, и виды, встречающиеся на очень ограниченных территориях.

Очень большое значение лишайники имеют как пионеры растительности.

Лишайники тундр служат основным кормом северных оленей. Это, прежде всего, виды секции *Cladinae* рода *Cladonia*, но также виды *Alectoria* и некоторых других родов. Эти лишайники могут потребляться и другими животными, в том числе домашними: свиньями, коровами, овцами. Лишайниками питаются некоторые виды улиток и другие беспозвоночные.

Значение лишайников в жизни людей. Человек практически не использует в пищу лишайники, хотя в Японии готовят различные блюда из *Umbilicaria esculenta*, в пустынях Западной Азии употребляли в пищу *Aspicilia esculenta* («лишайниковую манну»), в Египте при выпечке хлеба для его ароматизации добавляли *Pseudeverina furfuracea*.

Хозяйственное использование лишайников очень ограниченно из-за их медленного роста. Из них выделяли лекарственные вещества, красители, ароматические вещества, но в промышленном масштабе их получать невозможно. Большую хозяйственную роль играют только ягели в тундре, где ими питаются олени.

Ученые используют лишайники как показатели (индикаторы) загрязнения воздуха и для определения по размеру (а соответственно и возрасту) некоторых из них времени сооружения построек, где поселились лишайники, и времени, прошедшего в горах после последней каменной лавины или селя.

Система лишайников. Система лишайников строится на основании систематического положения их микобионтов. Фотобионт при классификации лишайников большой роли не играет. Издавна для классификации (как и для диагностики) лишайников использовали особенности их химического состава. В последнее время значение этих признаков резко возрастает.

Порядок гиалектовые — Gyalectales

К порядку гиалектовые относятся исключительно лишайники, нелихенизированных форм нет. Слоевища накипные. Фотобионты — зеленые водоросли из ***рода Trentepohlia***.

Развитие апотециев гемиангиокарпное. Иноперкулятные неамилоидные сумки имеют тонкие стенки без апикального утолщения. Бесцветные, одноклеточные или состоящие из нескольких клеток аскоспоры освобождаются через пору на вершине. Обитают гиалектовые преимущественно в тропиках и субтропиках.

Род Coenogonium интересен тем, что морфология слоевища определяется фотобионтом. Нити водоросли и гифы гриба образуют рыхлый, пушистый налет на стволах живых деревьев.

Порядок леканоровые — Lecanorales

Почти все виды этого обширного порядка — лишайники. Очень немногочисленные нелихенизированные представители — грибы, обитающие на лишайниках, с которыми могут вступать в разные взаимоотношения, в том числе и паразитировать на них. К леканоровым относится подавляющее большинство лишайников в целом.

Морфология слоевищ, как и их размеры, чрезвычайно разнообразны. Развитие апотециев обычно гимнокарпное. Сумки у большинства представителей унитуникатные, утолщенные на вершине, имеющие леканоровый (ростральный) тип раскрывания. Встречаются леканоровые в самых разных регионах и местообитаниях.

В пределах порядка выделятся несколько подпорядков.

Подпорядок пельтигеровые — Peltigerinae

Подпорядок пельтигеровые включает листоватые лишайники с довольно крупными, хорошо видимыми невооруженным глазом слоевищами. Фотобионты у большинства видов — цианобактерии. У видов, основной фотобионт которых — зеленые водоросли, цианобактерии локализованы в цефалодиях. Развитие апотециев парагимногимениальное, что отличает этот подпорядок от большинства других представителей Lecanorales.

Виды ***рода Peltigera*** чаще всего обитают совместно с мхами, покрывая их, реже на голой почве. Их листоватые слоевища, часто довольно крупные (достигают в диаметре 20—30 см) рассечены на широкие, часто извилистые по краям лопасти. Иногда они состоят из отдельных вытянутых пластинок шириной 3—5 см, выступающих из мхов или травяного покрова своей верхней частью. У некоторых видов слоевища совсем небольшие, в виде листочков диаметром 1—2 см. Верхняя и нижняя стороны хорошо различаются. Сверху слоевища сероватые, серовато-коричневые или серовато-зеленые, при увлажнении иногда ярко-зеленые, гладкие, блестящие или матовые. Нижняя кора отсутствует. Слоевища снизу буроватые или черные, по краям светлые, беловато-розовые, иногда целиком светлые, с сетью жилок — у одних видов узких и четких, у других — широких и нечетких, иногда сливающихся в центральной части слоевища; жилки могут быть одного цвета с остальной нижней стороной слоевища или частично либо полностью быть другого цвета.

Фотобионт у большинства видов *Peltigera* — цианобактерия *Nostoc*, нити которой в слоевищах распадаются на отдельные клетки. Однако у некоторых видов (например, *P. aphthosa*, рис. 157) фотобионт — одноклеточная зеленая

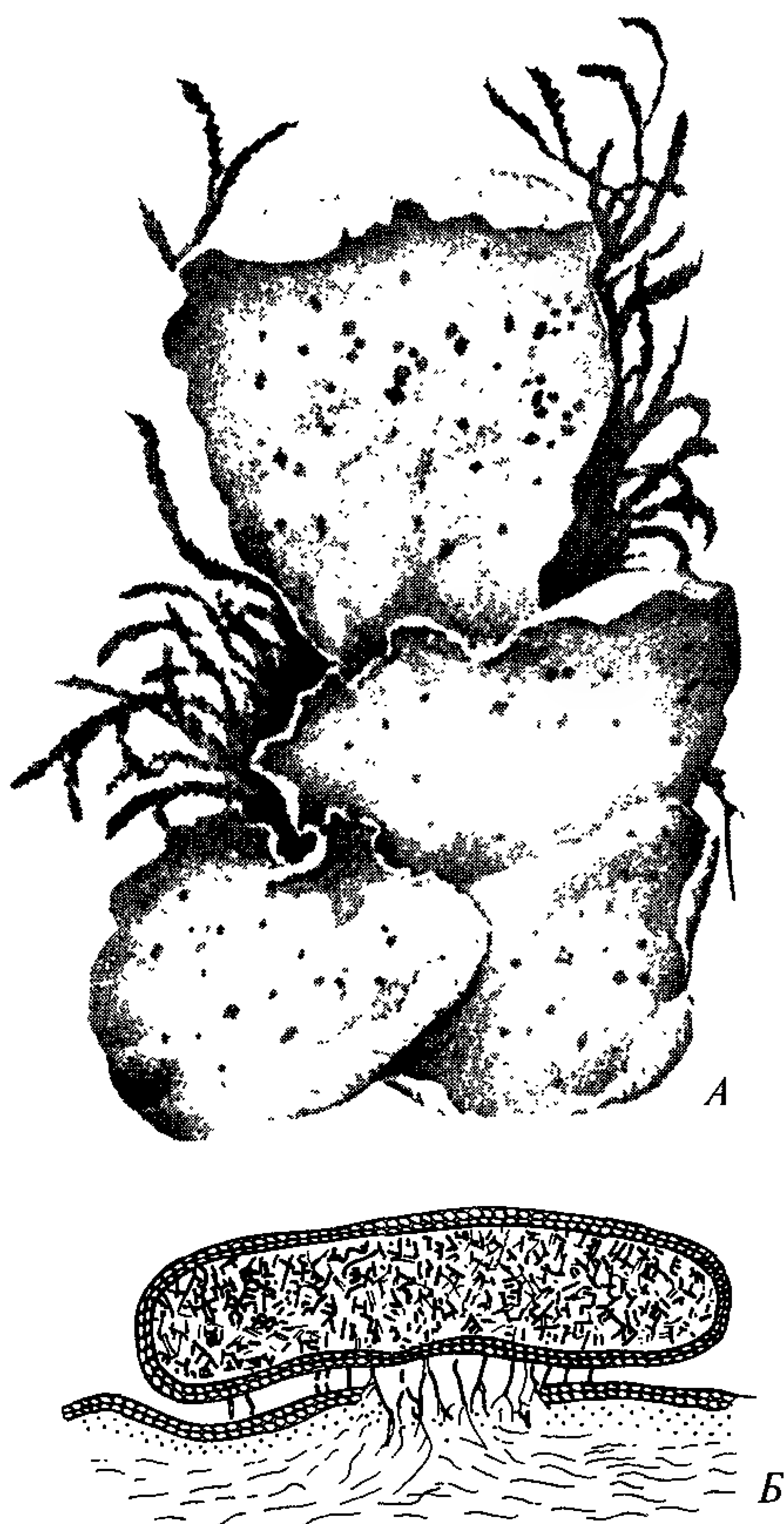


Рис. 157. Слоевище *Peltigera aphthosa*:
А – общий вид; *Б* — продольный разрез цефалодия при большом увеличении

водоросль из рода *Coccomyxa*. На поверхности у них развиваются цефалодии в виде маленьких бугорков, пластиночек или чешуек с колониями *Nostoc* внутри.

Апотеции развиваются на концах лопастей слоевища с верхней стороны. Установлено, что виды рода *Peltigera* достаточно устойчивы к тяжелым металлам, например цинку (он подавляет развитие очень многих лишайников) и кальцию. Постепенно повышая уровень тяжелых металлов в среде, можно добиться повышения устойчивости к ним и у этих лишайников. Отмечено, что их метаболиты подавляют рост проростков злаков. Виды рода *Peltigera* — важные тест-объекты для исследования фиксации азота, фотосинтеза и накопления тяжелых металлов.

Характерная особенность видов ***рода Nephroma*** — образование апотециев на нижней стороне концов лопастей слоевища. С возрастом лопасти слоевища могут изгибаться, и тогда апотеции оказываются обращенными кверху. Внешне эти лишайники напоминают виды рода *Peltigera*, но у них имеется кора и сеть жилок не развивается. Они широко распространены на земном шаре, преимущественно в горных местностях умеренной зоны. На севере России, а также на севере Западной Европы, Северной Америки и в Гренландии широко распространен вид *N. arcticum*. Слоевище этого лишайника крупное, с округлыми лопастями шириной до 6 см, сверху желтовато-зеленое или соломенно-желтое, снизу волокнисто-пушистое, по краям светлое, в центральной части черное. Апотеции крупные, диаметром до 2,5 см, с красновато-коричневым диском. *N. arcticum* растет на почве, торфяниках, среди мхов, реже на мшистых скалах.

Род Lobaria отличается крупными слоевищами с сетью высоко поднимающихся ребер, на которых расположены сорали и изидии. Этим ребрам снизу соответствуют глубокие канавки. Виды этого рода распространены преимущественно в тропических, субтропических и умеренно теплых областях обоих полушарий. Особенно много их в субтропических и тропических районах Тихого океана.

Один из наиболее широко распространенных видов — *L. pulmonaria* (рис. 158). Крупные слоевища этого лишайника обычно прикрепляются к основанию стволов деревьев или поверхности скал боковым гомфом; бóльшая часть слоевища остается свободной и свисает. Сверху слоевище более темное, светло- или оливково-коричневое, снизу светлое, беловатое, с короткими ризоидами.



Рис. 158. *Lobaria pulmonaria*. Часть верхней стороны слоевища (*1* — сорали)

Апотеции образуются редко. Раньше этот лишайник пытались применять как средство от болезней легких. Сейчас ее для этих целей не используют.

L. pulmonaria — один из лишайников, наиболее уязвимых при загрязнении окружающей среды. Ранее он встречался почти по всей лесной полосе европейской части России, однако в настоящее время на большинстве этой территории он, по-видимому, полностью исчез.

Подпорядок леканоровые — Lecanorinae

Слоевища леканоровых самые разные: накипные, листоватые или кустистые, обычно с хорошо развитой корой. Фотобионты — зеленые водоросли, в основном из ***родов Trebouxia*** и ***Trentepohlia***. У немногих видов имеются цефалодии, где располагаются цианобактерии. За исключением семейств фисциевые (Physciaceae) и буэллиевые (Buelliaceae), аскоспоры бесцветные.

Род Hypogymnia характеризуется листоватыми слоевищами и леканоровыми апотециями. На нижней стороне нет ни ризоидов, ни ризин (название *Hypogymnia* переводится примерно как «голая снизу»), а внутри слоевища имеется полость. На стволах и ветвях разных деревьев часто встречается *H. physodes* (см. рис. 146, *Б*), иногда обрастая значительную часть их поверхности. Это достаточно устойчивый к загрязнению вид, так что его можно встретить и в местах с относительно высоким уровнем загрязнения атмосферы (например, во многих городах).

Род Parmelia* отличается также листоватыми слоевищами и леканоровыми апотециями. Однако у слоевищ есть ризины. На каменистом субстрате широко встречается в виде правильных розеток *P. saxatilis*, а на деревьях, особенно ивах, — *P. sulcata*, у которой соредии развиваются в бороздках, расположенных на верхней стороне слоевищ. Как и *Hypogymnia physodes*, *P. sulcata* — достаточно устойчивый к загрязнению вид.

У видов ***рода Cetraria***** слоевище обычно кустистое, но состоит из дорсовентральных лопастей. Широко встречается *C. islandica* — так называемый «исландский мох». В сыром виде слоевища этого эпигейного лишайника распростерты по земле, а в сухом виде принимают облик кустиков, ветви которых представляют собой желобчатые лопасти (рис. 159).

---

* До недавнего времени род *Parmelia* понимался очень широко и включал более 600 видов. В настоящее время он разбит на большое число родов, по которым и распределилась основная часть видов. Число видов, оставшихся в роде *Parmelia* в узком смысле, очень невелико.

** Как и род *Parmelia*, род *Cetraria* до недавнего времени понимался значительно шире и включал, в частности, многие листоватые формы, такие, как *C. pinastri*, или *Vulpicida pinastri*. Ныне подавляющее большинство видов рода *Cetraria* относят к другим родам.



Рис. 159. *Cetraria islandica.* Слоевище

Виды ***рода Usnea*** (рис. 160) представлены эпифитными кустистыми слоевищами радиального строения, прикрепленными к субстрату при помощи гомфа или ризоидов, с леканоровыми апотециями. В центре «стволиков» и «веточек» у этих лишайников расположен прочный осевой цилиндр, образованный плотно прижатыми друг к другу гифами. Некоторые виды, например *U. hirta*, развивают небольшие свисающие кустики. В то же время *U. longissima* имеет крупные (часто свыше 1 м) слоевища с длинными прядями разветвленных веточек. Виды этого рода достаточно чувствительны к загрязнению воздуха, поэтому присутствие их в какой-либо местности говорит о благополучной экологической обстановке.

У видов ***рода Alectoria*** слоевища внешне довольно сходны с видами *Usnea*, но плотного тяжа в центре ветвей нет. На почве среди мхов преимущественно в северных районах часто в изобилии встречается *A. ochroleuca*.

Род Evernia представлен эпифитными кустистыми формами, однако, как и у цетрарий, кустики состоят из лопастей дорсовентрального строения. Лопасти эти ветвятся дихотомически. Апотеции леканоровые. У *E. prunastri*, вида, известного под народным названием «дубовый мох», слоевище повисающее, сверху беловато-зеленое, с соралями по краю, снизу беловатое (рис. 161).

Род Physcia представлен эпифитами или эпилитами. Слоевище листоватое, мелко-лопастное, в виде довольно правильных розеток. Представители этого подпорядка — важные компоненты некоторых лишайниковых сообществ.



Рис. 160. *Usnea* sp. Слоевище

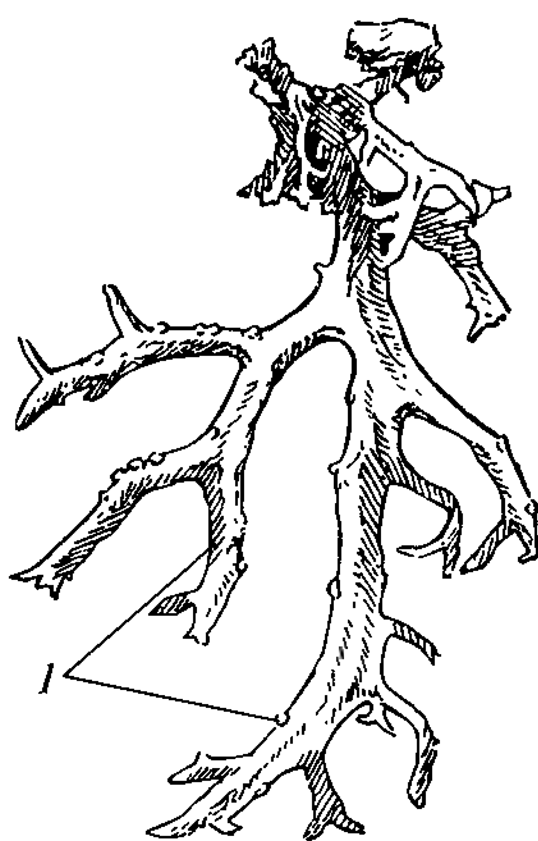


Рис. 161. *Evernia prunastri.* Слоевище (*1* — сорали)

Для кладониевых характерно разделение слоевища на две части: дорсовентральную (накипную или чаще листоватую) и кустистую, в виде палочек, воронок на ножках, кустиков и т.д. Дорсовентральную часть называют *первичным слоевищем*, а вертикальные выросты, отходящие от дорсовентрального слоевища, — *подециями*. У одних видов хорошо развито первичное слоевище, а подеции развиты слабо, у других же, наоборот, первичное слоевище развито слабо, быстро исчезает, зато подеции развиты великолепно. Фотобионты — зеленые водоросли из рода *Trebouxia*.

К этому подпорядку относятся типичнейшие эпигейные (наземные) формы, часто образующие обширные лишайниковые ковры на бедных почвах. Так, широко известны так называемые «боры-беломошники» (на самом деле, сосняки кладониевые, или сосняки кладинные), где на песчаных почвах под соснами образуется сплошной покров из лишайников, относящихся к данному подпорядку. Однако гораздо большее число видов обитает на основаниях стволов деревьев и на пнях.

Наиболее богат видами (свыше 200) ***род Cladonia***. Он характеризуется тем, что его подеции внутри всегда полые. Полость может быть замкнутой или сообщаться с окружающей средой (на подециях бывают как бы «дупла»). Первичное слоевище листоватое, в виде чешуек разного размера, иногда исчезающее. Реже оно накипное, быстро исчезающее. Подеции исключительно разнообразны (рис. 162). Они могут быть в виде простых палочек или в той или иной мере ветвиться, иногда очень обильно, образуя подобие кустиков или деревьев. У очень многих видов подеции на вершине расширяются в виде правильной или неправильной воронки (рис. 162, *Б*, *В*), называемой *сцифой*. Такие подеции могут пролиферировать: от краев или реже из середины сцифы вырастает как бы новый подеций, но обычно несколько меньшего размера (см. рис. 162, *Б*); так может повторяться несколько раз. На подециях могут развиваться чешуйки разнообразной формы (раньше их называли филлокла-

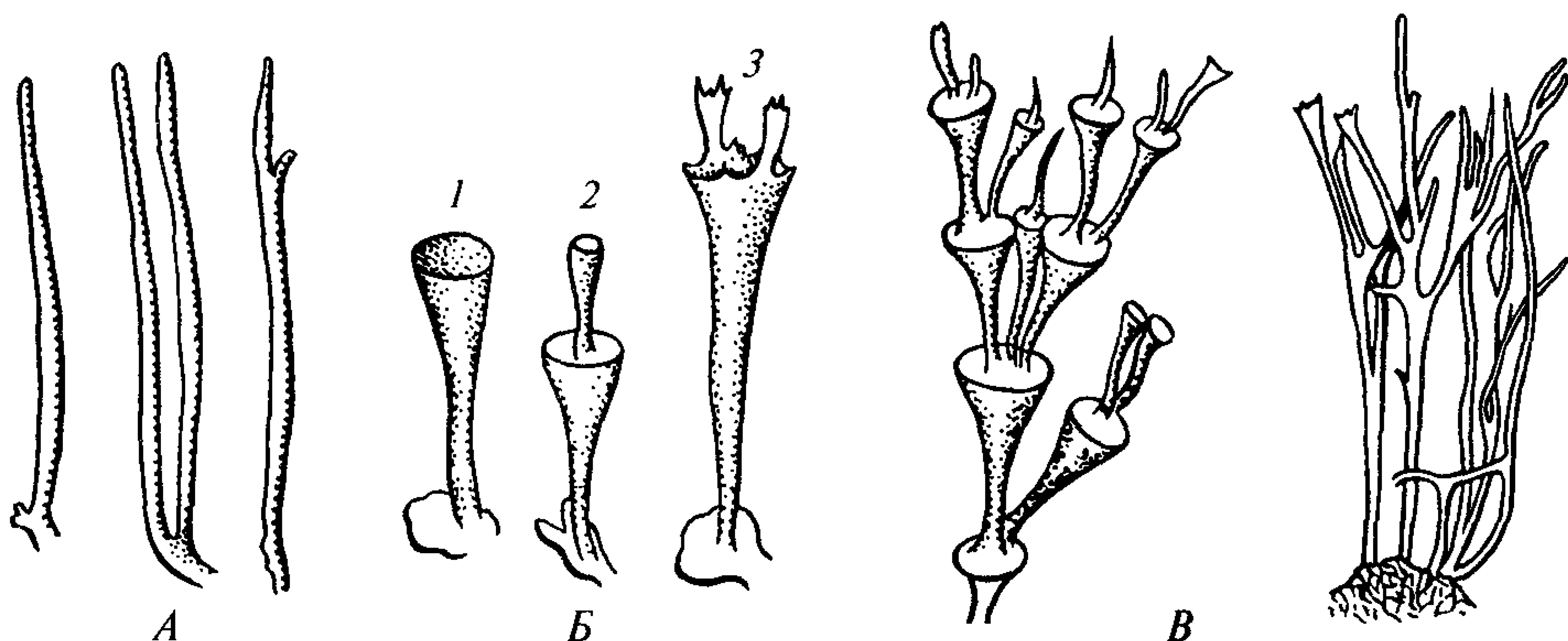


Рис. 162. Форма подециев видов рода *Cladonia*:

А — цилиндрическая (палочковидная); *Б* — сцифовидная (*1* — сцифы без пролифераций, *2* — с пролиферацией из центра сцифы, *3* — с пролиферацией по краю); *В* — разветвленная (слева — сцифовидно-кустистая)



Рис. 163. *Stereocaulon*:

А — внешний вид слоевища; *Б* — часть слоевища при большем увеличении; *1* — цефалодии

диями). Подеции могут быть полностью или частично покрыты корой, но у некоторых видов кора полностью отсутствует. На концах подециев (если развиваются сцифы, то по их краям) могут встречаться апотеции лецидеевого типа в виде шариков коричневого или красного цвета. У некоторых видов они могут быть и на чешуйках первичного слоевища. В сумках по 8 одноклеточных (редко четырехклеточных) бесцветных спор. На чешуйках первичного слоевища и подециях встречаются также пикнидии такого же цвета, как и апотеции соответствующего вида.

Основная часть видов этого рода имеет более или менее сохраняющееся первичное слоевище и сравнительно слабо развитые подеции. Они обитают на коре деревьев у их оснований и на пнях, а также на обнаженной древесине и почве.

Группа видов рода, обычно трактуемая как ***секция Cladinae***, имеет быстро исчезающее накипное первичное слоевище и обильно ветвящиеся подеции. Они постоянно нарастают верхушкой и отмирают в нижней части. Размер может достигать 20 см. У них нет коры, а также не бывает соредиев, чешуек и сциф. Слоевища этих лишайников могут сплошным ковром покрывать обширные территории, особенно в тундрах и сосняках. Они входят в число так называемых «оленьих мхов», или ягелей, так как используются в пищу северными оленями.

Виды ***рода Stereocaulon*** (рис. 163) имеют определенное сходство с видами секции *Cladinae*. У них также быстро исчезает первичное слоевище и остается только вертикальная часть. В отличие от кладоний эти выросты обычно трактуют как псевдоподеции, так как возникают они из поверхностных слоев бугорков первичного слоевища, а не эндогенно, как настоящие подеции. На псевдоподециях обычно развиваются многочисленные чешуйки и цефалодии. Апотеции коричневые или черные, лецидеевого типа. Виды этого рода растут на песчаной почве на открытых местах: в сосняках, вересковых пустошах, на дюнах и т.д.

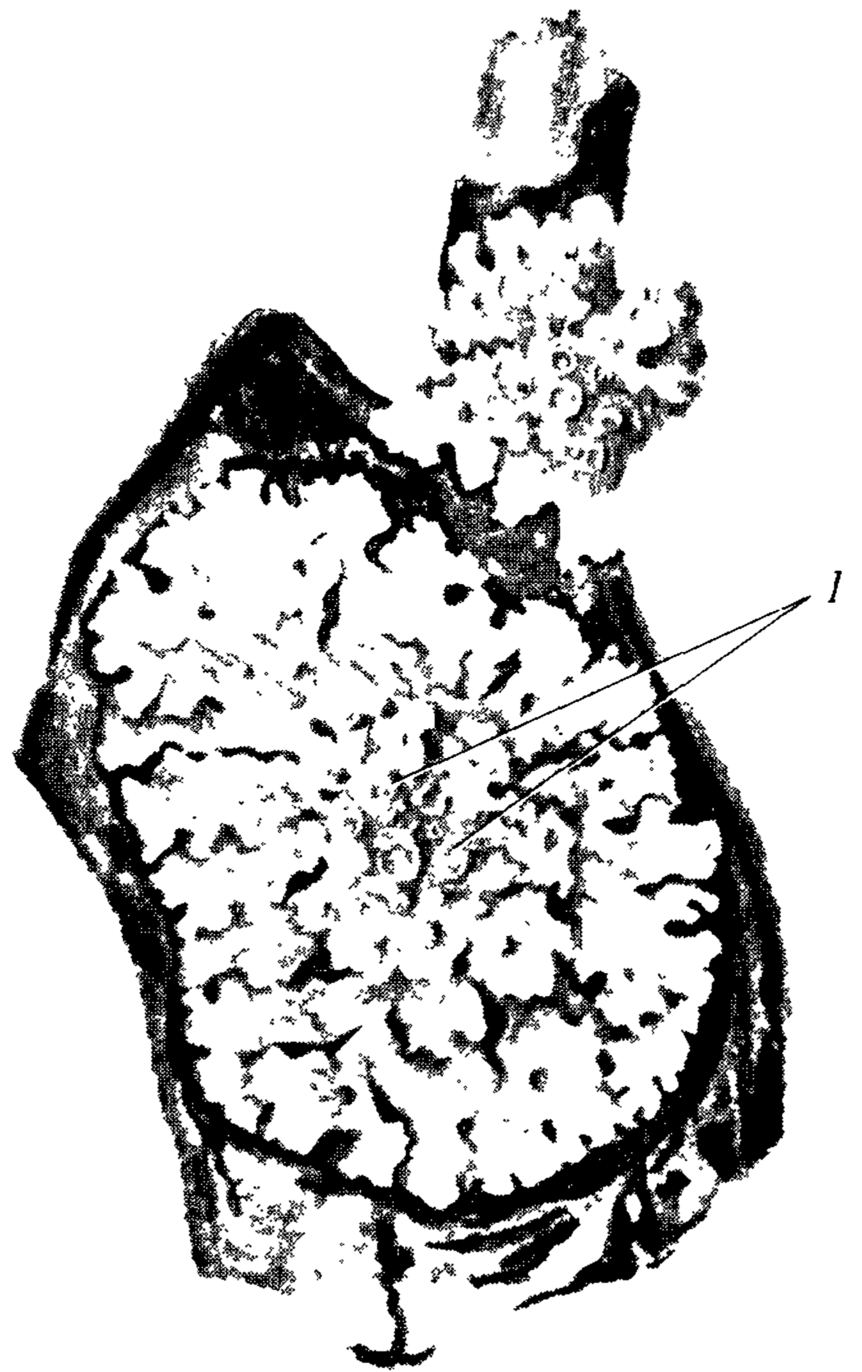
Подпорядок телосхистовые — Teloschistinae

Слоевище телосхистовых накипное, листоватое или кустистое, часто яркой окраски: от ярко-желтых или оранжевых до красных тонов. Фотобионты — зеленые водоросли из ***рода Trebouxia***. Верхушки сумок имеют толстые амилоидные внешние слои стенки. Аскоспоры обычно бесцветные.

Род Xanthoria включает листоватые лишайники желтого или красноватого цвета. Слоевища рассечены на плотно прилегающие друг к другу лопасти, на которых расположены апотеции.

X. parietina (рис. 164) — вид, известный в популярной литературе как «стенная золотянка», — обитает чаще всего на коре деревьев. Вид достаточно поле-

Рис. 164. *Xanthoria parietina*. Слоевище (*1* — апотеции)



отолерантный, однако, по-видимому, очень светолюбивый, поэтому его нередко можно встретить на деревьях (особенно осинах) вдоль железных дорог, шоссе, широких лесных просек — на стороне стволов, обращенной к открытому пространству. Это ярко выраженный нитрофильный лишайник.

Порядок калициевые — Caliciales

Калициевые — морфологически четко очерченная группа, по-видимому, эволюционно достаточно далеко отстоящая от всех остальных леканоромицетов. Слоевища — от накипных до кустистых. Фотобионты — зеленые водоросли из родов *Trentepohlia* и *Stichococcus*.

Плодовые тела — типа апотециев или перитециев, часто на тонкой ножке, размером примерно с булавочную головку (рис. 165). Основная особенность этих лишайников — образование так называемого *мазедия*. Он представляет собой порошковидную массу, состоящую из спор и остатков парафиз, остаю-

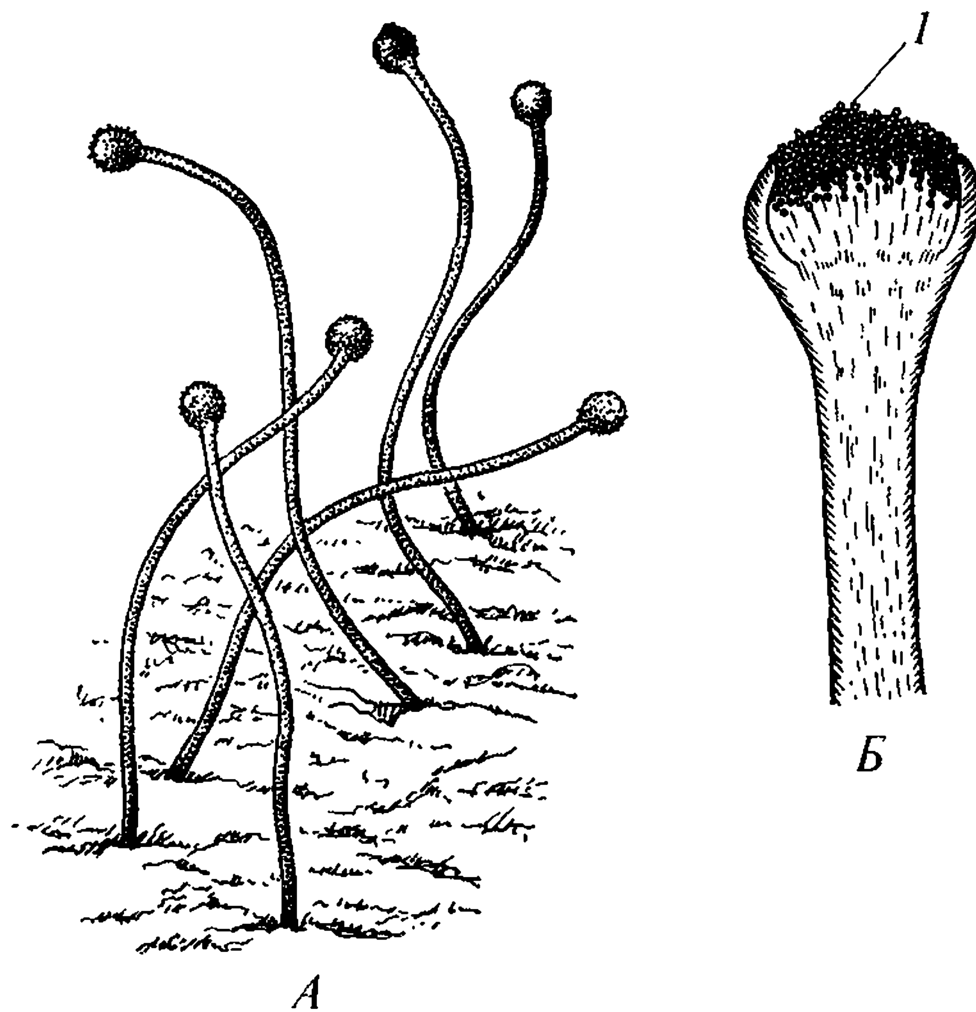


Рис. 165. Порядок Caliciales:

А — общий вид плодовых тел *Coniocybe furfuracea* на слоевище; *Б* — продольный разрез через плодовое тело (*1* — мазедий)

щуюся после того, как сумки в зрелости разрушаются. Аскоспоры могут быть одно- или многоклеточными, бледными или чаще темными, орнаментированными.

Обитают калициевые от Арктики до тропиков.

Виды ***родов Calicium*** и ***Coniocybe*** развиваются на коре деревьев и мертвой древесине, иногда на почве и растительных остатках в затененных местах в виде порошковатых тонких корочек. Споры у представителей первого рода одно- или двухклеточные, коричнево-серые, у второго — одноклеточные, бесцветные или желтоватые.

Класс эризифомицеты — Erysiphomycetes

Класс эризифомицеты представлен единственным **порядком** — **мучнисторосяные (Erysiphales)**. Он характеризуется замкнутыми плодовыми телами (клейстотециями) с жесткой стенкой и упорядоченным расположением сумок (или имеется всего одна-единственная сумка), с различного рода выростами (аппендиксами) от поверхности. Эризифомицеты имеют уникальный тип конидий: конидиеносец постоянно нарастает и членится перегородками (меристем-артроконидии). Часто конидии формируют цепочки, но могут быть и одиночными (рис. 166). Все представители класса — облигатные паразиты высших растений, имеющие обычно поверхностный (эктофитный) мицелий.

Таксономическое положение класса остается неясным. Сближение его с сордариомицетами и даже объединение с ними в группу «пиреномицетов» (что иногда делалось) уже давно, даже на чисто морфологическом уровне, не представляется правомерным. Анализ генов 18S рРНК свидетельствует о близости эризифомицетов к леоциомицетам.

Мицелий развивается на поверхности пораженных органов растений (листьев, стеблей, реже цветков и плодов) в виде беловатого пушка и дает гаустории в клетки эпидермиса, а иногда и в мезофилл листа. Гаустории обычно небольшие, в виде булавочной головки, и только у одного вида — ***Blumeria graminis*** — в виде как бы двух кистей рук с направленными в разные стороны пальцами. У большинства видов мицелий чисто поверхностный, лишь у видов ***рода Leveillula*** он заходит в ткани растения-хозяина или даже полностью развивается там. Развитие мицелия внутри тканей растения-хозяина — приспособление к обитанию в условиях сухого климата. Мицелий бесцветный, сложенный из одноядерных клеток. Он рыхло стелется по поверхности эпидермиса пораженного органа, но иногда более плотно прикладывается к нему и образует расширения (апрессории), от которых развиваются инфекцион-

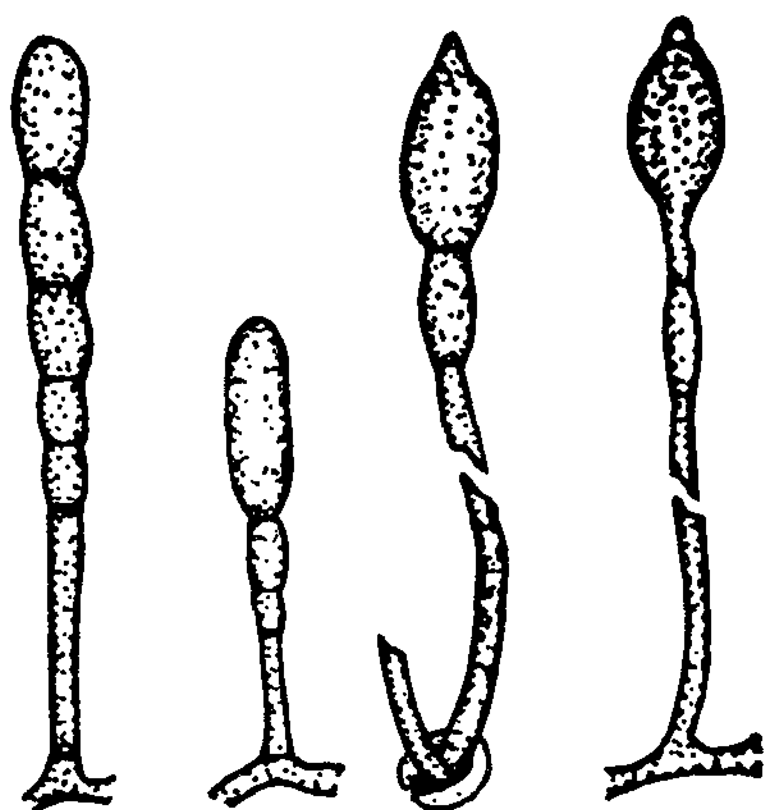


Рис. 166. Порядок Erysiphales. Типы конидиальных спороношений (В. П. Гелюта, 1989)

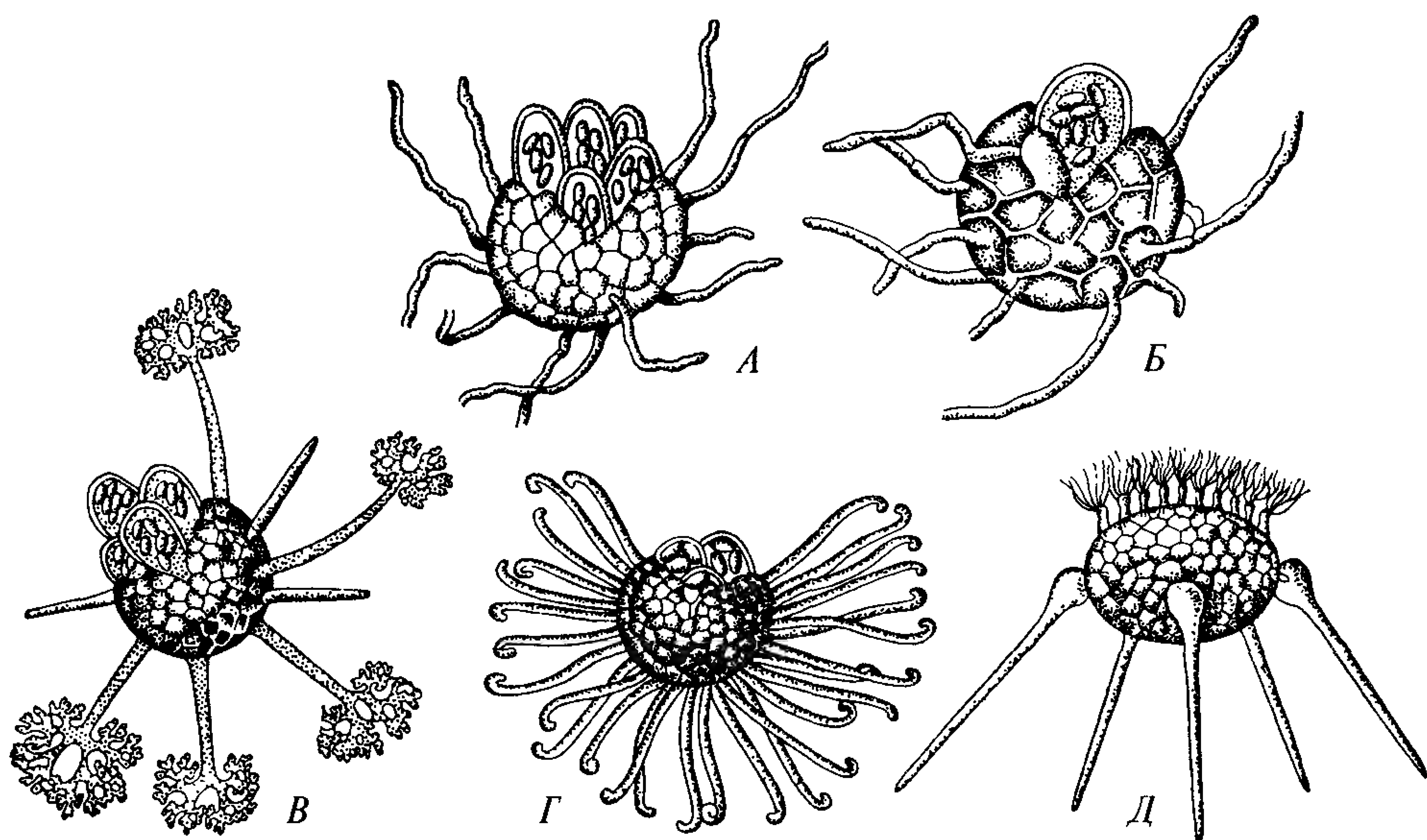


Рис. 167. Порядок Erysiphales.
Клейстотеции: *А* — *Erysiphe*; *Б* — *Sphaerotheca*; *В* — *Microsphaera*; *Г* — *Uncinula*; *Д* — *Phyllactinia*

ные выросты, прободающие стенку клетки эпидермиса и образующие там гаустории. На мицелии сначала на коротких неразветвленных конидиеносцах развиваются конидии — в цепочках или поодиночке (см. рис. 166). Они играют основную роль в возобновлении инфекции летом. Многие виды известны только в конидиальной стадии. Налет мицелия и конидий придает пораженным органам растений вид как бы обсыпанных мукой — откуда и название соответствующего заболевания «мучнистая роса».

Ближе к концу периода вегетации могут (но далеко не у всех видов) образовываться клейстотеции (рис. 167). Развитие их начинается с образования половых органов в виде коротких боковых выростов одной или двух соседних гиф поверхностного мицелия. Архикарп не имеет трихогины и состоит из одного аскогона, представляющего собой одноядерную клетку. Антеридий делится на ножку и собственно антеридий, который прикладывается к верхней части аскогона и переливает туда свое ядро. Если в дальнейшем должна развиться только одна сумка, как у видов **рода *Sphaerotheca***, то прямо в аскогоне и происходит кариогамия с последующим мейозом и формированием аскоспор. Если же сумок больше, то их формированию предшествует образование коротких аскогенных гиф. Число аскоспор в сумке может быть «традиционно» 8, но у многих видов их меньше (например, у *Erysiphe cichoriacearum* их всего 2). Одновременно с образованием сумок формируется перидий клейстотеция. Он двуслойный, причем внешний и внутренний слои резко различаются. Внешний слой состоит из толстостенных гиф и выполняет защитную функцию, а внутренний состоит из тонкостенных гиф, быстро лизирующихся, — он выполняет питательную функцию. От наружного слоя перидия отходят придатки (аппендиксы) различного строения. Их облик — важный критерий для разграничения родов.

Мучнисторосяными грибами поражаются самые разные двудольные растения, и только один вид — *Blumeria graminis* — поражает, как говорит само название, злаки, т.е. виды однодольных.

Многие виды порядка Erysiphales имеют большое экономическое значение.

Виды ***рода Sphaerotheca*** характеризуются придатками клейстотеция, напоминающими вегетативные гифы, и наличием только одной сумки в клейстотеции (см. рис. 167, *Б*). Они поражают преимущественно травянистые растения, однако наиболее известный и экономически важный вид этого рода — *S. mors-uvae* (видовое название переводится дословно как «смерть ягоды») — поражает крыжовник, а также смородину. Вызываемое им заболевание часто называют «американская мучнистая роса крыжовника», поскольку гриб действительно был завезен из Америки в Старый Свет, где распространился по многим странам. Поражаются ягоды, стебли и листья. Ягоды покрываются войлочным налетом мицелия, сначала светлым, а затем темнеющим. При сильном заражении кусты гибнут.

Этот вид гетероталличный. Первоначально в Европе он не образовывал клейстотециев, так как присутствовал только один тип спаривания; лишь через несколько десятилетий здесь появился и другой тип спаривания, так что стало возможным образование клейстотециев. Были выведены сорта крыжовника, устойчивые к мучнистой росе, например «черный негус».

Одиночными сумками в клейстотеции характеризуется также ***род Podosphaera***. Однако придатки здесь, располагающиеся на вершине клейстотеция, жесткие, неоднократно дихотомически разветвленные на вершине. Наиболее известный вид этого рода — возбудитель мучнистой росы яблони (*P. leucotricha*). Поражаются все органы яблони и редко груши, на которых появляется белый, иногда чуть желтеющий налет. Распространение и увеличение численности этого гриба осуществляется почти исключительно за счет развивающихся в цепочках конидий. Клейстотеции, хотя и могут иногда появляться, но споры в сумках почти никогда не созревают. Гриб зимует в почках яблони в виде мицелия. В районах с холодными зимами он вымерзает, так что заболевание серьезной опасности не представляет. Однако в районах с теплыми зимами мицелий зимует хорошо, и в этих местах наблюдается постоянное сильное поражение яблонь мучнистой росой.

Виды ***рода Erysiphe***, как и виды рода *Sphaerotheca*, имеют простые, гифообразные придатки, но сумок в клейстотеции несколько (см. рис. 167, *А*). Они также поражают преимущественно травянистые растения. Один из самых распространенных видов этого рода — *E. cichoriacearum** — паразитирует на растениях из разных семейств. Однако данный вид распадается на биологические формы, привязанные к какому-либо одному роду или даже виду растений. Этих форм известно более 110. Очень большой вред, особенно в теплицах, приносит *E. cichoriacearum* f. *cucurbitacearum* — форма, поражающая растения из семейства тыквенных. В основном страдают огурец, дыня и тыква, листья которых при сильном поражении преждевременно усыхают.

---

* В литературе данный видовой эпитет обычно фигурирует как *cichoracearum*, что неверно. В.П. Гелюта (1989), относя этот вид к роду *Golovinomyces*, приводит видовой эпитет как *cichoraceorum*, что еще менее правильно.

Другими формами этого вида поражаются табак, картофель и многие дикорастущие растения.

Наиболее важный вид рода *Erysiphe* — *E. graminis* — в настоящее время обычно относят к отдельному ***роду Blumeria***. Интересно, что среди критериев для выделения этого рода нет относящихся к половой (сумчатой) стадии. Признаки клейстотециев здесь довольно четко соответствуют диагнозу рода *Erysiphe*. Однако гаустории здесь необычной для Erysiphales формы, как необычен и круг хозяев — злаки (а не двудольные!). Кроме того, конидиеносцы имеют характерное расширение в середине.

В пределах вида выделяются пшеничная, ржаная, ячменная и другие формы.

Род *Erysiphe* — без *Blumeria graminis* — в свою очередь иногда разделяют на два: собственно *Erysiphe* с одиночными конидиями и *Golovinomyces* с конидиями в цепочках. Важно отметить, что здесь, как и в случае *Blumeria graminis*, ведущую роль при классификации играют признаки, не относящиеся к половой стадии (телеоморфе)!

При таком разделении вид *E. cichoriacearum* попадает в ***род Golovinomyces***.

Виды ***рода Microsphaera*** имеют жесткие придатки, расположенные по экватору клейстотеция, неоднократно дихотомически ветвящиеся на концах (см. рис. 167, *В*). В клейстотеции образуется несколько сумок. Видами этого рода поражаются деревья и кустарники. Конидии образуются в цепочках.

В России в настоящее время очень широко распространена мучнистая роса дуба, вызываемая *M. alphitoides*. На листьях и стеблях молодых побегов дуба образуется грязновато-белый порошащий налет грибницы и конидий, при помощи которых гриб распространяется в течение лета. С середины лета начинают развиваться клейстотеции, массовое образование которых происходит в августе—сентябре. Особенно обильное их развитие бывает при жаркой сухой погоде во второй половине лета и достаточном освещении листьев. В средней полосе европейской части России гриб зимует преимущественно в виде клейстотециев, а в условиях более теплого и влажного климата может зимовать и в виде мицелия, проникающего в почки зараженных побегов.

Впервые этот гриб появился в Европе в 1907 г., и тогда было высказано предположение о его американском происхождении. Стало даже популярным название «американская мучнистая роса дуба». Однако *M. alphitoides* поражает главным образом европейские виды дубов, а в Америке на местных видах рода *Quercus* паразитируют другие мучнисторосяные грибы.

Виды ***рода Uncinula***, как и виды предыдущего рода, имеют несколько сумок в клейстотеции, жесткие придатки, расположенные по экватору клейстотециев, которые здесь слегка вдавлены снизу, и поражают деревья и кустарники. Однако придатки не ветвятся дихотомически, а загнуты на конце в виде крючка или спиралевидно закручены (см. рис. 167, *Г*). Конидии одиночные, цепочек не образуют.

U. salicis поражает ивы и тополя (имеются тополевая и ивовая формы). На обеих сторонах листьев развивается белая войлочная грибница в виде сначала отдельных белых пятен, а потом — сплошного войлочного налета.

Наиболее важный представитель рода — *U. necator* — возбудитель пепелицы виноградной лозы, одного из самых опасных заболеваний этой культуры. В годы массовых вспышек оно приводит к огромнейшим потерям. Поражаются

листья, побеги и ягоды. Как и у *Sphaerotheca mors-uvae*, родина этого гриба — Северная Америка, откуда он был завезен в Европу в середине XIX в.

У видов ***рода Phyllactinia*** придатки устроены наиболее сложно. Они двух типов: на вершине — в виде тонких, обильно разветвленных на конце гиф («кисточек»), выделяющих слизь, а по экватору клейстотеция — в виде шипов, расширенных у основания в виде луковицы. Оболочка этой расширенной части снизу более тонкая. При высыхании она здесь сморщивается, так что экваториальные придатки отгибаются вниз, приподнимая клейстотеций над субстратом. Таким образом, диаметрально меняется функция придатков. Действительно, первоначально, когда клейстотеции незрелые, задача придатков — удерживать их на субстрате, а созревшим клейстотециям придатки должны обеспечить распространение: стоящий на придатках клейстотеций (см. рис. 169, *Д*) легко сдувается ветром. Попав же на какой-нибудь новый субстрат, он приклеивается к нему слизью, выделяемой «кисточками» на вершине клейстотеция. Конидии крупные, располагаются поодиночке на концах довольно длинных конидиеносцев. Последние при изменении влажности могут спиралевидно закручиваться, что способствует отбрасыванию конидий.

Поражаются деревья и кустарники. Наиболее распространен вид *P. suffulta*, имеющий более 60 специализированных форм. Чаще всего встречаются формы, поражающие ольху, березу, шелковицу. Последняя форма наносит существенный вред шелководству: пораженные грибом листья неохотно используются шелковичными червями.

Род Leveilula, представители которого обитают в регионах с жарким, сухим климатом, отличается тем, что мицелий распространяется внутри тканей пораженного растения (эндофитный мицелий, как у большинства грибов, паразитирующих на растениях). Конидии на конидиеносцах одиночные.

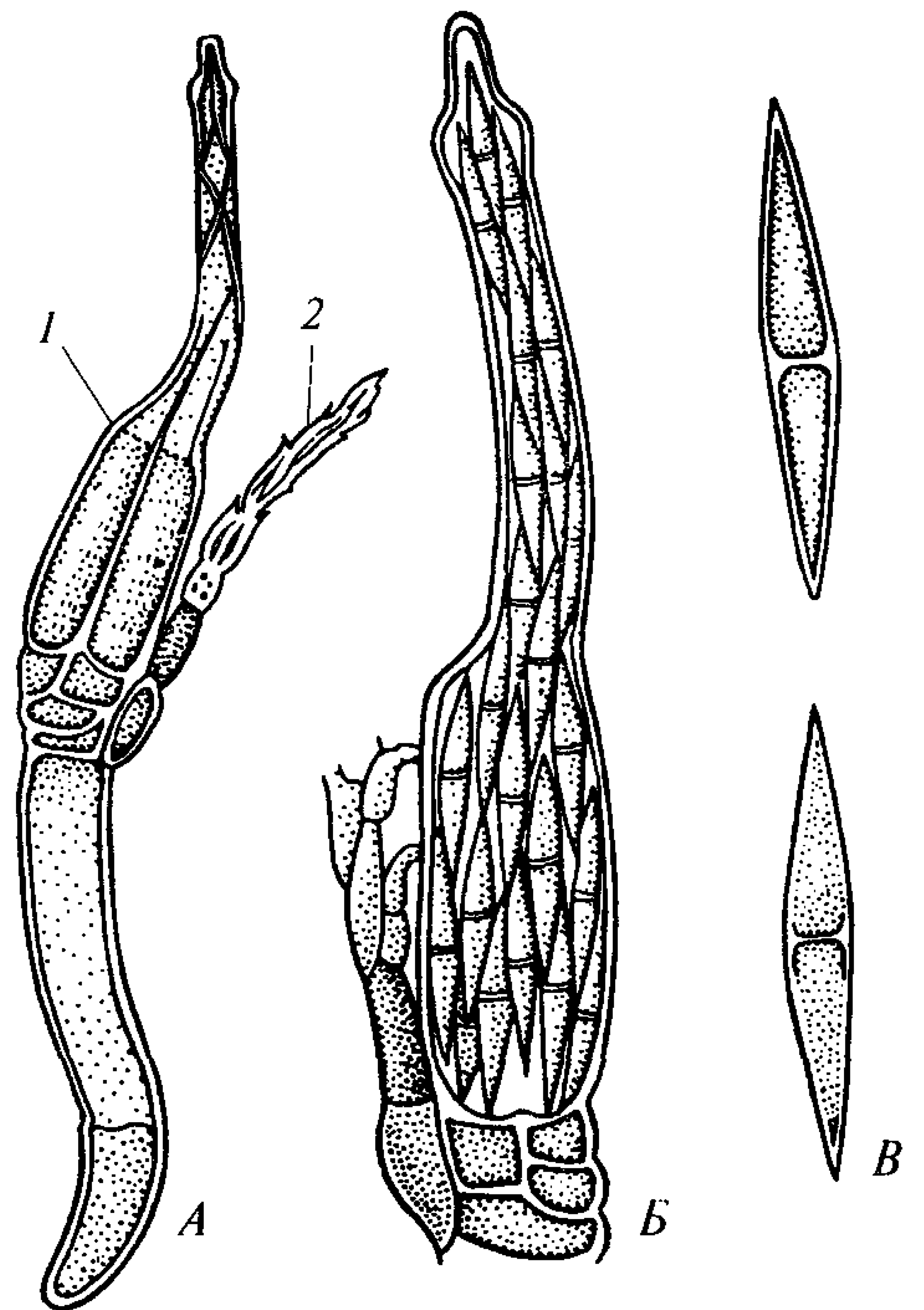
Класс лабульбениомицеты — Laboulbeniomycetes

Класс лабульбениомицеты, представленный одним **порядком — лабульбениевые (Laboulbeniales)**, — интереснейшие грибы, занимающие совершенно особое положение не только в системе аскомицетов, но и в системе грибов в целом. Их вегетативное тело, *рецептакул*, образовано настоящей тканью, возникающей в результате деления клеток в поперечном и продольном направлениях (рис. 168). Эти организмы — паразиты на членистоногих, главным образом насекомых. Органом питания служит маленькая коническая клетка, внедряющаяся в толщу хитинового покрова насекомого, но не достигающая внутренних частей. Однако у некоторых видов органы питания проникают сквозь хитиновый покров и дают на конце лопастные выросты в виде ризоидов. У немногих видов ризоиды длинные, ветвящиеся, нитевидные, более или менее глубоко проникающие в мягкие части насекомого. Клеточные стенки лабульбениевых обычно толстые, часто темные.

Аскоспоры в основном веретеновидные и в зрелости становятся двуклеточными: одна из клеток, базальная, длиннее, а другая, апикальная, короче (рис. 168, *В*). Попадая на насекомое, аскоспора прорастает, причем прежде всего внизу, базальная клетка отделяет короткую коническую клетку-ножку, вне-

Рис. 168. Порядок Laboulbeniales:

А — таллом с перитецием (*1*) и антеридиями (*2*); *Б* — перитеций в разрезе; *В* — аскоспоры



дряющуюся в хитиновый покров насекомого. Затем из апикальной клетки развивается так называемый аппендикс в виде согнутой нити из нескольких (от двух до многих) клеток, из которых половина превращается в антеридии — конические клетки с оттянутыми в сторону концами. Оболочка на их концах разрушается, и протопласт антеридиев последовательно отделяет по одному мельчайшие круглые тельца (спермации), выпадающие в это отверстие.

Одновременно происходит рост и деление базальной клетки: образуется короткая боковая ветвь, развивающаяся в зачаток перитеция. Осевая часть его представлена архикарпом с трихофорной клеткой и трихогиной. Лежащие ниже клетки претерпевают ряд поперечных и продольных делений и, разрастаясь, образуют оболочку перитеция, охватывающую архикарп снизу до основания трихогины. Сначала эта оболочка однослойная, потом становится многослойной из-за появления тангентальных перегородок. При этом перитеций сдвигает в сторону аппендикс и занимает центральное положение. После оплодотворения спермациями трихогина и трихофорная клетка отмирают, а карпогенная клетка делится поперечными перегородками на три. Средняя клетка, отделив вниз еще одну, дальше не развивается, а сама делится продольно на четыре аскогенные клетки. Каждая аскогенная клетка последовательно дает вверх несколько булавовидных выростов, которые и развиваются в сумки, содержащие по четыре аскоспоры каждая. Перитеции мелкие, содержат только сумки. Парафизы и перифизы в них отсутствуют.

Большинство Laboulbeniales обоеполы, однако есть и раздельнополые. Например, у видов ***рода Dioecomyces*** наблюдается половой диморфизм, намечаемый уже в спорах: из 4 спор, содержащихся в сумке, две более крупные (женские) и две меньшего размера (мужские). Такие споры соединяются слизистой обверткой попарно, крупная и мелкая, и выпадают вместе, прорастая в сидящие рядом талломы.

В ряде случаев антеридии не образуются и сумки возникают апогамно. Предполагается, что иногда или даже часто апогамное развитие сумок происходит и при наличии антеридиев и спермациев, т.е. последние свою функцию не выполняют.

К этому порядку относится свыше 1 500 видов. Они встречаются повсеместно, но наиболее обильно представлены в тропиках и субтропиках. Как уже упоминалось, их хозяева — насекомые. В основном это жесткокрылые (жуки)

из двух семейств — жужелицы и стафилины, но могут быть также водные клопы, тараканы и некоторые другие насекомые. Отмечались они также на клещах и многоножках. Часто наблюдается специализация не только в отношении определенного вида насекомого-хозяина, но и в отношении определенной части его тела: гриб прикрепляется в строго конкретных точках наружного скелета насекомого.

Экономического значения лабульбениевые не имеют.

Отдел базидиомицеты — Basidiomycota

Общая характеристика

1. Вегетативное тело, как и у аскомицетов, — развитый септированный мицелий. Встречаются дрожжевидные стадии или формы. Строение септ в мицелии разнообразно и существенно отличается от простых неслоистых септ аскомицетов.

2. Вегетативное размножение — фрагментацией мицелия или почкованием дрожжевых клеток. Бесполое (споровое) размножение — только конидиями, но встречается у базидиомицетов относительно редко, причем обычно наряду с половыми спороношениями. Только у представителей одного порядка ржавчинные (Uredinales) широко распространены специфические бесполые споры, имеющие специальные названия.

3. Половой процесс всегда происходит без образования специальных половых структур — *соматогамия*. Чаще всего это осуществляется путем контакта гаплоидных мицелиев или же оплодотворяющую функцию берут на себя спермации, образующиеся по типу конидий — *сперматизация*.

4. При половом процессе, как и у аскомицетов, происходит координация ядер в дикарионы с последующим их синхронным делением.

5. В результате полового процесса образуется *базидия*. Эта структура соответствует мейоспорангию, но мейоспоры, называемые здесь базидиоспорами, образуются на ее поверхности, т.е. экзогенно. При развитии базидии происходит кариогамия (слияние двух ядер дикариона), мейоз и переход гаплоидных ядер в базидиоспоры. Базидии могут быть цельными или разделены перегородками. У некоторых базидиомицетов базидии развиваются из специальных спор.

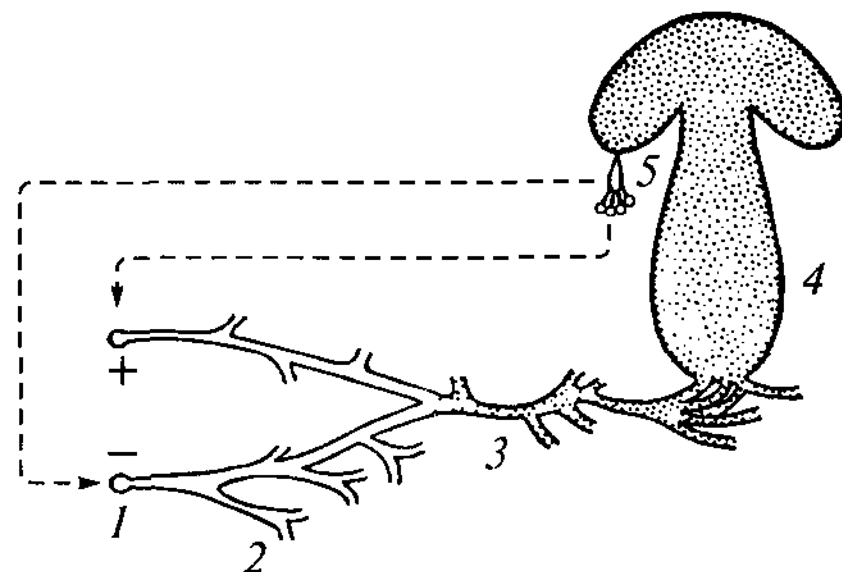
6. Половой процесс и образование базидий с базидиоспорами у очень многих видов сопряжены с развитием плодовых тел самых разных размеров и облика.

7. В жизненном цикле явно преобладает дикариофаза (рис. 169). Гаплофаза сильно подавлена, а дикариотичный мицелий может жить несколько столетий. В частности, дикариотичным мицелием сложены плодовые тела. У некоторых представителей отдела отмечена диплоидность.

8. Базидиомицеты широко распространены в природе во всех географических областях, на самых разных субстратах. Среди них очень много сапротрофов, паразитов растений и микоризообразователей. Такие базидиомицеты, как паразиты животных и человека, микобионты лишайников, а также обитатели водной среды, известны, но их очень мало. Очень многие базидиомицеты — съедобные грибы, широко используемые в пищу. Некоторые из них культиви-

Рис. 169. Цикл развития шляпочного гриба:

1 — базидиоспоры; *2* — гаплоидный мицелий; *3* — дикариотичный мицелий; *4* — плодовое тело из дикариотичного мицелия; *5* — базидия с базидиоспорами



руются. Ряд видов используется в экспериментальных биологических исследованиях.

Жизненный цикл. Для базидиомицетов, у которых базидия образуется на мицелии, обычно характерен следующий жизненный цикл (см. рис. 169). Его удобно рассматривать на примере какого-либо шляпочного гриба (агарикоидного гименамицета).

Гаплоидные базидиоспоры дают начало гаплоидным мицелиям. При их контакте несестринские ядра координируются в дикарион. Возникший таким путем дикариотичный мицелий может существовать достаточно долго (например, «ведьмины кольца»). Этот мицелий характеризуется наличием пряжек, которых никогда не бывает у гаплоидного мицелия. Пряжки участвуют и в образовании базидии, которое (за редчайшими исключениями) происходит внутри или на поверхности специальных плодовых тел. В отличие от аскомицетов плодовые тела у базидиомицетов сложены дикариотичными гифами.

Перед образованием базидии на конечной клетке соответствующей гифы возникает пряжка. Два ядра дикариона синхронно делятся, так что получается четыре ядра. Затем и сама клетка делится поперечной перегородкой, лежащей немного ниже места, где отходит пряжка. Два несестринских ядра отходят в конечную (верхнюю) клетку — материнскую клетку базидии, а из остальных двух одно идет в пряжку, а другое — в нижнюю клетку (клетку-ножку). В дальнейшем может произойти контакт пряжки и клетки-ножки с восстановлением дикариона (как в случае крючка у аскомицетов).

В материнской клетке базидии, как и в колене крючка, происходит кариогамия с последующим мейозом. На вершине базидии образуются выросты (чаще всего четыре). Они расширяются на конце, развивая базидиоспоры, в которые переходят ядра, получившиеся в результате мейоза, — по одному в каждое.

Таким образом, сходство в деталях развития сумки и базидии достаточно большое (рис. 170). Конец крючка аскогенной гифы соответствует пряжке — и функционально, и даже внешне. Вполне соответствуют друг другу и материнские клетки сумки и базидии*.

Внешне базидиоспоры в отличие от аскоспор довольно сходны между собой: они округлые или овальные, могут быть скошены у основания. Размер их тоже примерно одинаков: «гигантов» и «карликов», как среди аскоспор, нет. Основные различия касаются окраски: базидиоспоры могут быть бесцветные (гиалиновые), разных оттенков бурого цвета, фиолетовыми или почти черны-

---

* Поэтому базидию, как и сумку, обычно называют «мейоспорангий», хотя с морфологической точки зрения это неверно, так как понятие «спорангий» предполагает эндогенное образование спор, а образование базидиоспор экзогенное.

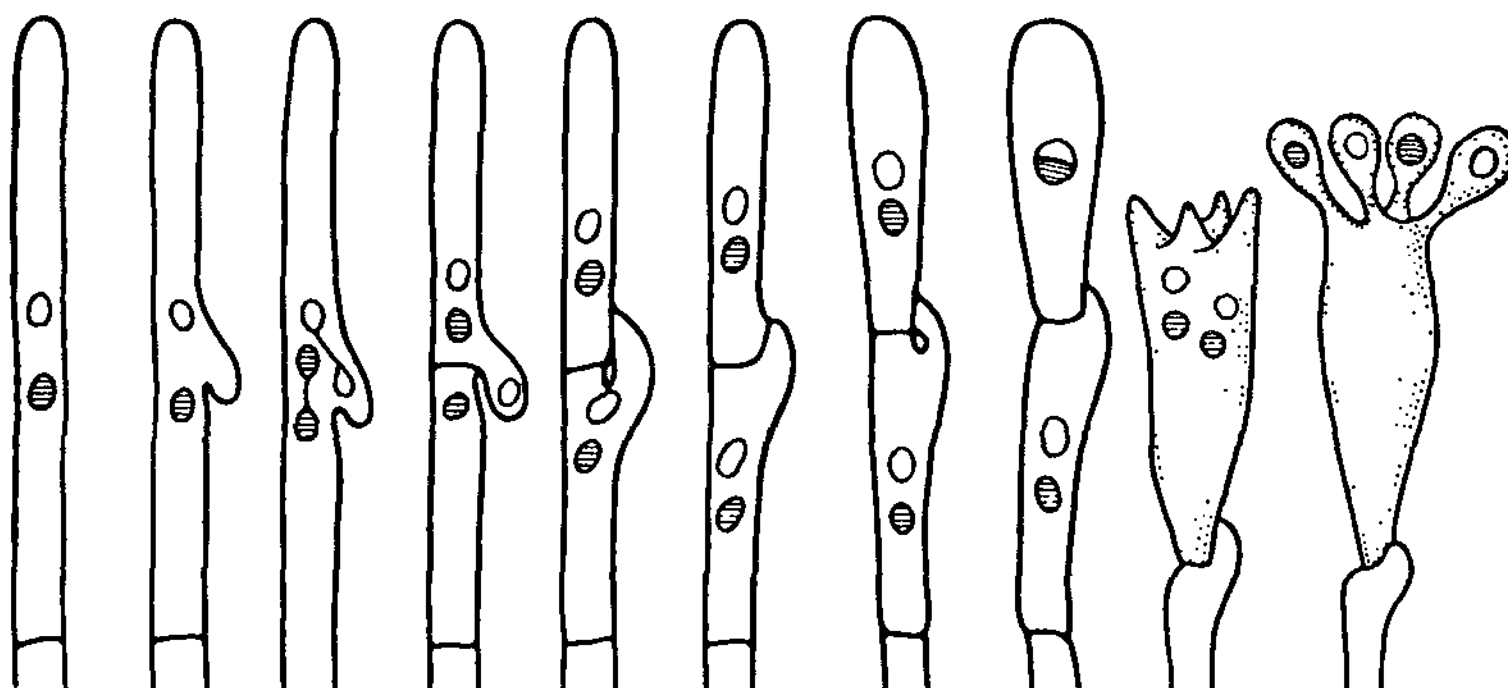


Рис. 170. Схема развития базидии и базидиоспор

ми. Эти различия особенно хорошо заметны, если рассматривать споры в массе, в виде так называемого спорового порошка. Например, у шляпочных грибов для оценки признака берут шляпки и кладут на бумагу. Через некоторое время на бумаге получается отпечаток того же цвета, что и споровый порошок. У подавляющего большинства видов базидиоспоры одноклеточные, однако встречаются также базидиоспоры, состоящие из двух и большего числа клеток.

Освобождение базидиоспор может быть активным или пассивным. В первом случае могут быть задействованы два механизма: 1) увеличение тургорного давления в базидии с передачей его через стеригмы на споры; 2) образование базидиоспорой специальной капельки с гигроскопичной жидкостью, которая активно впитывает влагу из воздуха, увеличиваясь в размере; базидиспора отрывается за счет действия сил поверхностного натяжения.

Базидии могут классифицироваться по разным критериям (рис. 171):

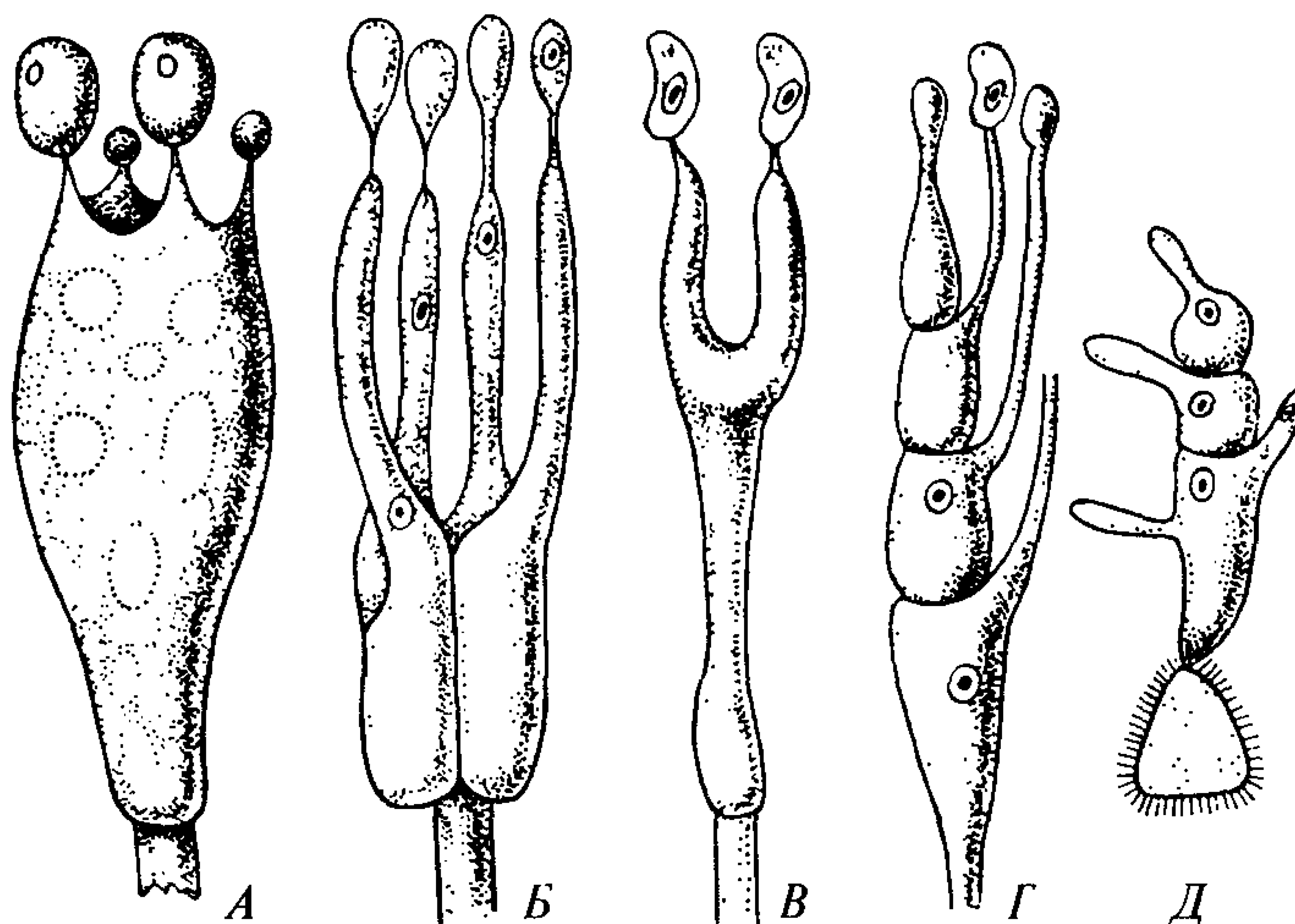


Рис. 171. Типы базидий:
А — гомобазидия; *Б—Д* — гетеробазидии (*Д* — телиобазидия)

***Холобазидия* (*голобазидия*) *и фрагмобазидия*:** первая не разделена перегородками, фрагмобазидия разделена перегородками (септирована).

***Гомобазидия* (*хомобазидия*) *и гетеробазидия*.** Гомобазидия — это разросшаяся материнская клетка. Если материнская клетка превращается как бы в первый этаж двухэтажной конструкции (*гипобазидия*), а вторым этажом («надстройкой») служит специальный вырост (*эпибазидия*), на котором непосредственно формируются базидиоспоры, то это гетеробазидия. Если гетеробазидия развивается из специальной покоящейся споры, закономерно входящей в цикл развития гриба (так называемой телиоспоры), то ее называют *телиобазидией*.

***Стихобазидия и хиастобазидия*.** Это различие обусловлено ориентацией оси веретена первого деления диплоидного ядра в формирующейся базидии. В стихобазидии веретено ориентировано параллельно ее оси, в хиастобазидии — перпендикулярно.

Система базидиомицетов. Предлагались различные системы базидиомицетов: от достаточно простых, в которых эта группа рассматривалась как один класс с несколькими порядками, до очень сложных, дробных, с несколькими классами, подклассами и многими порядками. Приводимая ниже система представляет собой некий «компромиссный вариант». Отдел разделяется на три класса.

1. ***Урединиомицеты* (*Urediniomycetes*), *или телиомицеты* (*Teliomycetes*).** Разделенная перегородками базидия (фрагмобазидия) развивается из покоящейся споры (телиоспоры), возникающей как специальное образование (а не в результате обособления отдельных частей ранее существовавшего мицелия). Септы простые, утончающиеся к середине поры. Парентосомы отсутствуют.

2. ***Устилагиномицеты* (*Ustilaginomycetes*), *или устомицеты* (*Ustomycetes*).** Базидия, разделенная перегородками или цельная, также развивается из покоящейся споры, но последняя возникает из ранее существовавшего мицелия. На основании особенностей ультраструктуры и биохимии к Ustilaginomycetes относят и порядок Exobasidiales, представители которого не имеют покоящихся спор. Септы простые, равномерной толщины или утолщенные к поре. Многослойных парентосом нет, но поры часто прикрыты колпачками или дисками обычно мембранного происхождения.

3. ***Собственно базидиомицеты* (*Basidiomycetes*).** Основная часть подотдела. Базидия развивается от мицелия, чаще всего на специальных плодовых телах (базидиомах). В большинстве случаев она является цельной (голобазидией), не состоящей из гипо- и эпибазидии, т.е. гомобазидией. Септы долипоровые, парентосомы разной конфигурации.

Отдел Basidiomycota — группа, несомненно родственная отделу Ascomycota, составляет с ним общую группу (надотдел) дикариомицетов. По-видимому, это две параллельные, рано разошедшиеся эволюционные линии. Кроме вышеуказанных особенностей от аскомицетов базидиомицеты отличает ряд биохимических признаков: образование уреазы, сидерохромов, внеклеточных полисахаридов, тип системы убихинонов и др.

Класс урединиомицеты — Urediniomycetes*, или телиомицеты — Teliomycetes

Урединиомицеты характеризуются наличием в жизненном цикле подавляющего большинства представителей телиоспоры, возникающей как специальное образование от мицелия. Септы простые, утончающиеся к середине поры. Парентосомы отсутствуют. В состав нейтральных сахаров клеточной стенки входит как основной компонент манноза, присутствуют также глюкоза, галактоза и фукоза.

Представители класса — в основном паразиты растений, реже насекомых, очень немногие — сапротрофы.

Порядок ржавчинные — Uredinales

Все представители этого обширного (более 5 000 видов) порядка — облигатные биотрофные паразиты самых разных высших растений**. Они вызывают характерные пятна или полосы разных тонов ржаво-бурого цвета, очень напоминающие поражение черного металла ржавчиной (откуда и название). Пятна или полосы могут быть довольно светлые, оранжевые (как свежая ржавчина), коричневые (как ржавчина более старая) и, наконец, почти черные (как очень старая ржавчина). Они представляют собой спороношения, которых у ржавчинных грибов может быть несколько и которые очень непохожи одно на другое.

Это грибы, имеющие эндофитный, межклетный мицелий (местный или диффузный) с гаусториями, внедряющимися внутрь клеток хозяина. Мицелий содержит капли масла, окрашенные пигментом в оранжевый цвет. Такие же капли масла имеются в спорах. Именно они обусловливают «ржавые» цвета спороношений.

В цикле развития ржавчинных могут последовательно чередоваться внешне совершенно разные спороношения (имеющие наряду с разной морфологией и разную окраску). Следует отметить, что установление связи разных спороношений между собой было делом достаточно трудным, и далеко не во всех случаях эти связи установлены и до сих пор.

У некоторых ржавчинных весь жизненный цикл проходит на одном и том же круге растений-хозяев, у других гаплоидный мицелий с соответствующими спороношениями развивается на одном круге растений-хозяев, а дикариотичный, также с соответствующими спороношениями, — на другом. Первые называют *однохозяинными* ржавчинными грибами, а вторые — *разнохозяинными*.

Некоторые типы спороношений могут отсутствовать. При этом у одних видов бывает как полный цикл (со всеми спороношениями), так и непол-

---

* В литературе для этого класса и особенно для основного его порядка используются практически только названия, произведенные от анаморфного рода *Uredo* (аналогично тому, как для порядка Eurotiales применялось название Aspergillales), что нежелательно, так как родовое название *Uredo* относится только к одной из стадий. Поэтому гораздо целесообразнее были бы названия Pucciniomycetes и Pucciniales, образованные от родового названия телеоморфы.

** В культуре на синтетических питательных средах удалось воспроизвести полный жизненный цикл некоторых видов, но в природе все ржавчинные грибы встречаются только как паразиты на живых тканях растений.

ный (при отсутствии некоторых из них). У других видов полного цикла не бывает.

Базидии, разделенные поперечными перегородками (*фрагмобазидии*), образуются при прорастании покоящихся спор — *телиоспор* (телейтоспор*) — после периода покоя (в районах умеренного климата — после зимовки). Телиоспоры могут быть одноклеточными или же состоять из двух или большего числа клеток. В любом случае каждая клетка дикариотична.

Перед прорастанием телиоспор происходит сначала кариогамия — слияние двух ядер дикариона с образованием диплоидного ядра. Затем следует мейоз. Гаплоидные ядра по одному переходят в каждую клетку базидии, а из них — в формирующиеся базидиоспоры.

Базидиоспоры формируются на стеригмах, образуют капельки (см. с. 248) и за счет сил поверхностного натяжения могут отбрасываться на некоторое расстояние. Затем они распространяются воздушными течениями. Попав на соответствующее восприимчивое растение (обычно на лист), они прорастают, проникая в ткань. Начинается развитие гаплоидной стадии гриба.

На гаплоидном мицелии, состоящем из одноядерных клеток, возникают *пикнии* — спороношения, напоминающие перитеции аскомицетов; отличаются они только тем, что в их полости расположены короткие спорогенные клетки — *фиалиды*, образующие очень мелкие шаровидные споры — по типу образования фиалоконидии (рис. 172). Однако задача этих спороношений — произвести оплодотворение. Ржавчинные грибы, насколько известно, все гетероталличны, поэтому для дикариотизации необходима координация ядер разных половых знаков. Это может произойти при непосредственном контакте в пораженном органе мицелиев разных знаков, но существует и другой способ дикариотизации — перенос спермациев с мицелия одного знака на мицелий другого знака.

Пикнии закладываются как шаровидные клубки гиф под эпидермисом растения-хозяина, давят на него, прорывают и высовывают наружу пучок коротких гиф — *перифиз*. Между ними выступает наружу сахаристая пахучая жидкость (один вид ржавчинных грибов поэтому так и называется: пукциния пахучая — *Puccinia suaveolens*) с массой погруженных в нее спермациев. Эта жидкость привлекает насекомых, переносящих спермации с одного спермогония на другой, где они прилипают к перифизам и сливают с ними свое содержимое (если, конечно, тот спермогоний образован мицелием другого знака).

После дикариотизации развиваются новые спороношения — *эции*. При поражении листа они обычно приурочены к его нижней стороне. В них образуются *эциоспоры*, которые развиваются всегда цепочками, образующими плотный палисадный слой (рис. 173), и содержат каждая по два несестринских ядра дикариона. Каждая цепочка берет начало от одной клетки, называемой базальной.

---

* В литературе по Uredinales до сравнительно недавнего времени использовалась терминология для спороношений и спор, происходившая в основном от родовых названий соответствующих стадий, которые раньше считали самостоятельными грибами: например, от родового названия *Aecidium* — эцидий и эцидиоспоры, от *Uredo* — уредоспороношение и уредоспоры. Эта терминология применяется и сейчас. К тому же она фигурирует в определителях, которые практически никогда не переиздаются. Однако ныне гораздо больше используется несколько другая терминология: эцидий называют «эций», уредоспоры — «урединиоспоры» и т.д. Приведем ее как основную, указав традиционные термины в скобках (см. табл. 5).

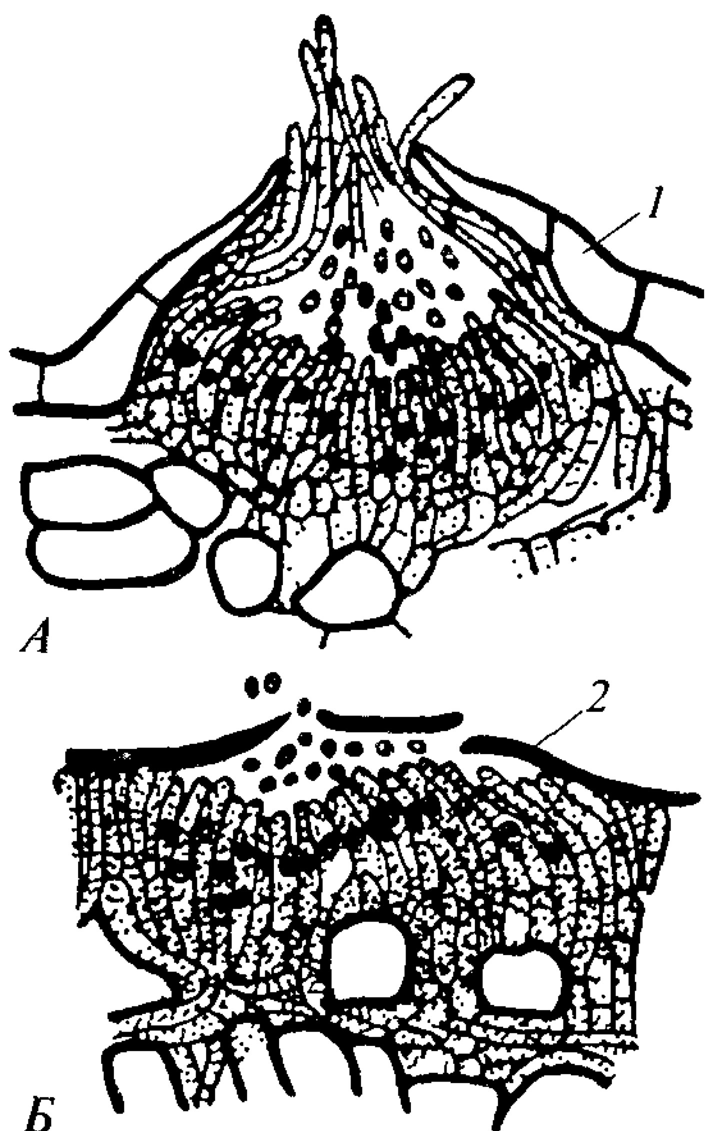


Рис. 172. Пикнии у Uredinales:

А — кувшиновидный тип (*Gymnosporangium*); *Б* — плоский тип (*Phragmidium*); *1* — клетки эпидермиса; *2* — кутикула

Базальная клетка отшнуровывает сначала одну дикариотичную клетку, потом другую, далее — третью и т.д. Это материнские клетки эциоспор, каждая из которых делится на две неравные по размеру клетки. Дальняя от базальной клетки, более крупная, формирует относительно толстую оболочку и превращается в эциоспору, ближняя, промежуточная (дизъюнктор), остается тонкостенной; впоследствии она разрушается и служит для разделения эциоспор.

У многих ржавчинных грибов краевые базальные клетки, располагающиеся кольцом вокруг всего палисадного слоя цепочек, также отчленяют цепочки двуядерных клеток, которые срастаются между собой и формируют однослойную оболочку — перидий. Конечные эциоспоры срастаются между собой и с боковыми стенками, образуя крышу перидия. Нарастающие основанием базальные клетки и увеличивающиеся в размере эциоспоры разрывают эпидермис и крышу перидия, края которого отворачиваются в виде лопастей. Созревшие эциоспоры выпадают и распространяются токами воздуха.

Различают несколько типов эциев:

1) *тип эцидиум* (Aecidium) — спороношение шаровидной формы, масса спор окружена перидием, т.е. оболочкой из сросшихся недоразвитых эциоспор (рис. 173, *Б*);

2) *тип цеома* (Caeoma) — перидия нет (рис. 173);

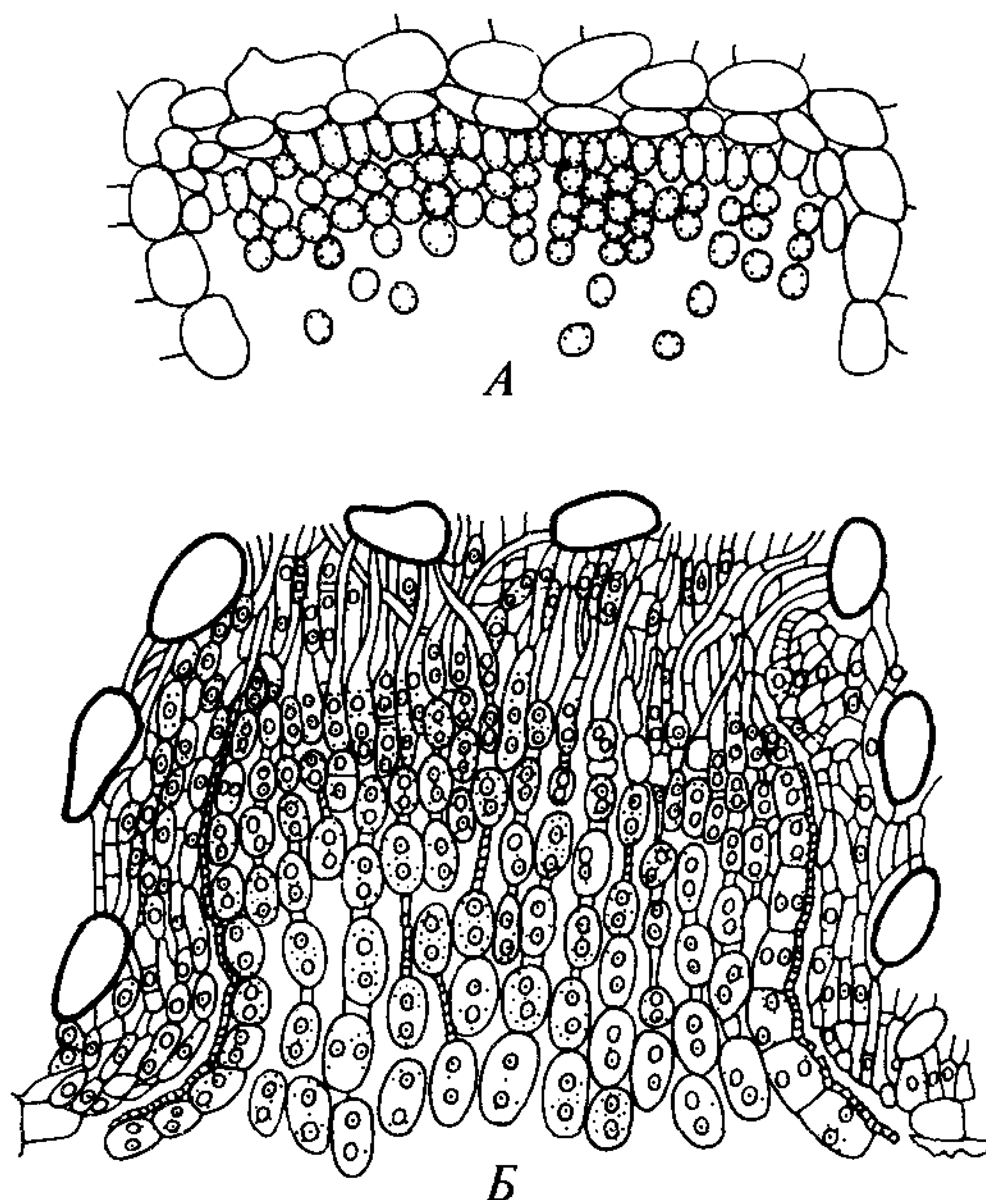
3) *тип рестелия* (Roestelia) — перидий долго продолжает расти своим основанием, так что получается нередко длинный рожок, высовывающийся из пораженной ткани;

4) *тип перидермиум* (Peridermium) — перидий имеется, но само спороношение закладывается в виде плоского, нарастающего краями сплетения гиф.

На этом этапе некоторые виды вызывают различного рода видоизменения пораженных частей растений: опухоли, искривления и т.д., в том числе «ведьмины метлы», напоминающие подобные же образования при поражении растений тафриновыми грибами. У молочая при поражении грибом *Uromyces pisi* форма листьев вместо обычной узколанцетной бывает почти округлой, как у брусники; такие растения даже описывали как самостоятельный вид.

Если ржавчинный гриб разнохозяинный, то на этапе образования эциоспор происходит смена хозяев: эциоспоры не могут заразить ни одно растение из тех, на которых развивался гаплоидный мицелий со спермогониями и эциями. В этом случае эциоспоры должны попасть на растение из совершенно другого круга хозяев. На нем эциоспоры прорастают, проростковые трубки через устьица проникают в ткани, где формируется межклеточный дикариотичный мицелий с гаусториями. На мицелии развиваются летние спороноше-

Рис. 173. Типы эциев Uredinales:
А — цеома; *Б* — эцидий



ния гриба — *урединии*, представляющие собой скопления одноклеточных овальных *урединиоспор*, сравнительно тонкостенных, сидящих на ножке и содержащих по два ядра дикариона. Закладываются эти спороношения, как и предыдущие, под эпидермисом листа. Развиваясь и увеличиваясь в размере, урединиоспоры давят на эпидермис, разрывают его и освобождаются. Они отрываются от ножек, рассеиваются в воздухе и могут снова заражать растения (у разнохозяинных видов — это растения второго круга), где, как и при заражении эциоспорами, развивается дикариотичный мицелий. Таких новых поколений за вегетационный период обычно бывает несколько.

При наступлении неблагоприятных условий урединиоспоры могут превращаться в телиспоры (см. с. 251), что, в частности, происходит при гербаризации.

К концу периода вегетации на том же дикариотичном мицелии образуются новые спороношения — *телии*, представляющие собой скопления *телиоспор*, или *зимних спор*. Оболочка у них толстая, почти черная. Предназначены телиоспоры для сохранения гриба в зимний период. Они могут быть одноклеточными, двуклеточными или состоять из большего числа клеток. У одних грибов телиоспоры на ножках, как и урединиоспоры, у других ножек нет, а споры соединяются в корочки, цепочки или колонки. После периода покоя телиоспоры прорастают в базидии.

Полный цикл ржавчинного гриба замыкается.

Таким образом, в полном цикле ржавчинных грибов последовательно сменяются пять типов спороношений (рис. 174), которые принято обозначать римскими цифрами (в скобках указаны старые названия) (табл. 5):

Таблица 5

Типы спороношений ржавчинных грибов

Обозначение	Название спороношения	Название спор
0	Пикний (спермогоний, пикнида)	Пикниоспора (спермаций)
I	Эций (эцидий)	Эциоспора (эцидиоспора)
II	Урединий (уредоспороношение)	Урединиоспора (уредоспора)
III	Телий (телейтоспороношение)	Телиоспора (телейтоспора)
IV	Базидия	Базидиоспора

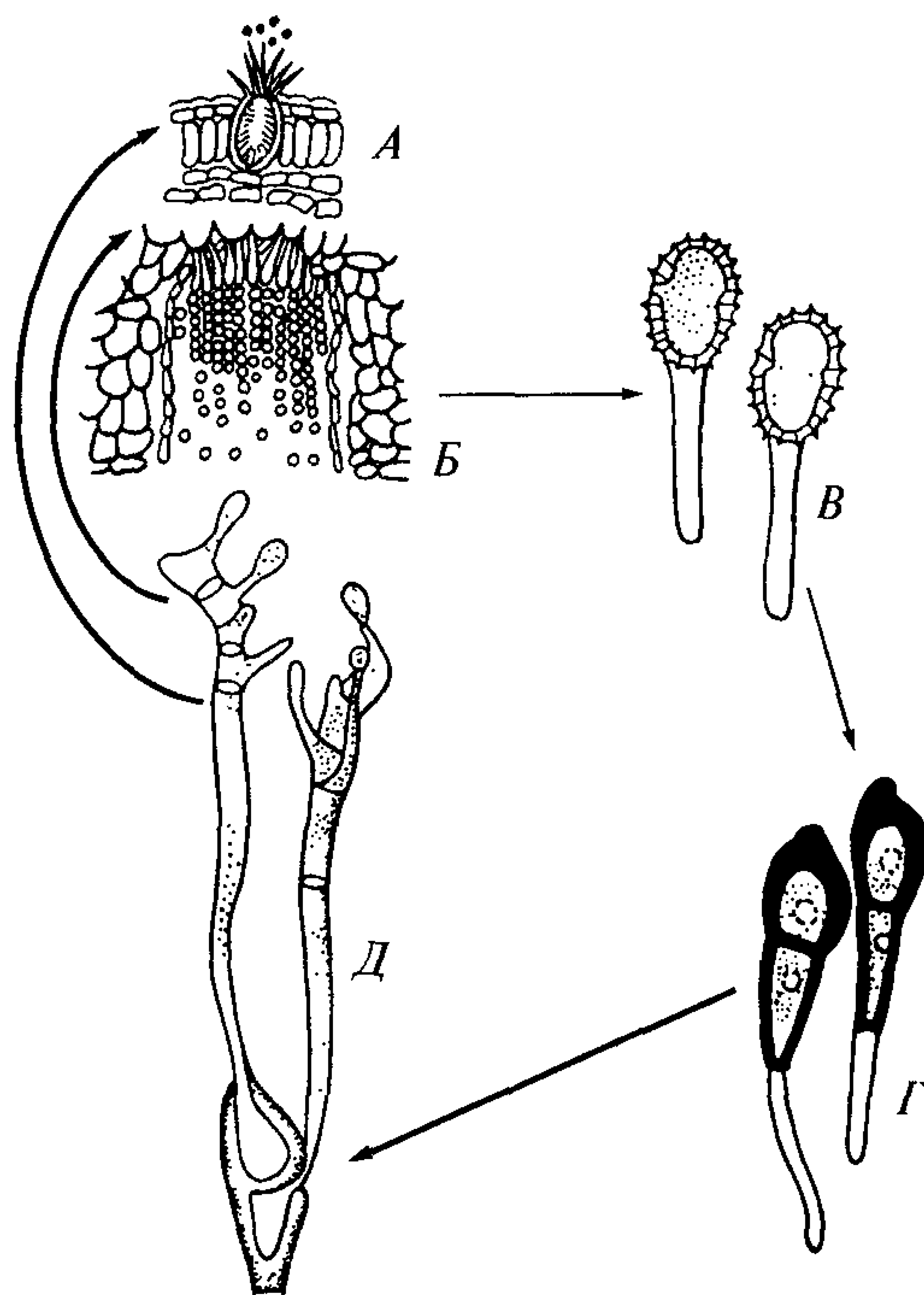


Рис. 174. Цикл развития возбудителя стеблевой ржавчины злаков — *Puccinia graminis*: *А*, *Б* — пикний и эций соответственно на листе барбариса; *В*, *Г* — урединиоспоры и телиоспоры соответственно на стеблях злаков; *Д* — прорастание телиоспоры в базидию с базидиоспорами

Нетрудно видеть, что здесь, как и в случае многих аскомицетов, мы имеем дело с плеоморфными грибами, отличающимися только большим разнообразием спороношений. У ржавчинных телеоморфой является телий с телиоспорами (он как бы соответствует плодовому телу, поскольку подобно ему служит местом образования базидий), тогда как все остальные спороношения — анаморфы. Соответственно название, данное по телию, распространяется на весь гриб, а названия остальных спороношений относятся только к анаморфам.

Раньше ржавчинные грибы с телиоспорами без ножек, срастающимися боками в плоские корочки или образующими столбик или коронку (рис. 175), объединяли в семейство мелампсоровые (Melampsoraceae). В настоящее время их разделяют на несколько (в разных системах разное число) семейств. В основе подразделения лежит прежде всего характер строения не только телиоспор, но и пикниев. Большинство представителей этой группы — разнохозяинные виды. Гаплофаза развивается чаще на хвойных, а дикариофаза — на двудольных, реже на папоротниках.

Род Melampsora характеризуется тем, что телиоспоры срастаются в плоскую корочку (рис. 175, *Б*). Эции без перидия (тип Caeoma). Сюда относятся однохозяинные виды, паразитирующие на двудольных, и разнохозяинные виды, поражающие хвойные и двудольные. Вид *M. pinitorqua* в гаплофазе вызывает искривление молодых побегов сосны, называемое сосновым вертуном. В дикариофазе гриб паразитирует на осине. *M. lini* — возбудитель ржавчины льна,

весьма вредоносный патоген этой культуры. В отличие от большинства своих сородичей этот гриб однохозяинный. Весной на молодых растеньицах льна развиваются эции, а на взрослых — урединии и телии. У растений, пораженных ржавчиной, ухудшается качество волокна.

У видов ***рода Coleosporium*** телиоспоры также срастаются в плоскую корочку (рис. 175, *В*). Они сначала одноклеточные, потом делятся на 4 расположенные друг над другом клетки, каждая из которых может давать начало базидии. Все виды разнохозяинные. На хвойных развиваются пикнии и эции, а урединии и телии — на двудольных. *C. pulsatillae* вызывает ржавчину сосны и прострела. На иглах сосны сначала появляются кубковидные пикнии, покрытые тонким светлым перидием. В них находятся очень мелкие бесцветные спермации. Эции с ярко-оранжевыми эциоспорами. Урединии появляются на нижней стороне листьев прострела, а на верхней стороне им соответствуют желтоватые пятна.

Телиоспоры видов ***рода Cronartium*** располагаются в цепочках, сросшихся в колонку (рис. 175, *А*). Эций с перидием. Все виды разнохозяинные: гаплофаза протекает на хвойных, дикариофаза — на двудольных. Наиболее важный представитель этого рода — *C. ribicola*. На смородине паразитирует дикариотичный мицелий, развивающий урединии и телии. Большого ущерба гриб смородине не наносит, лишь при сильном поражении может вызвать преждевременный листопад. Иная ситуация с хозяевами гаплофазы — пятииглыми соснами, особенно сосной веймутовой (*Pinus strobus*). Первоначально поражались азиатские пятииглые сосны. Когда же с древесиной гриб попал в Америку, поражение

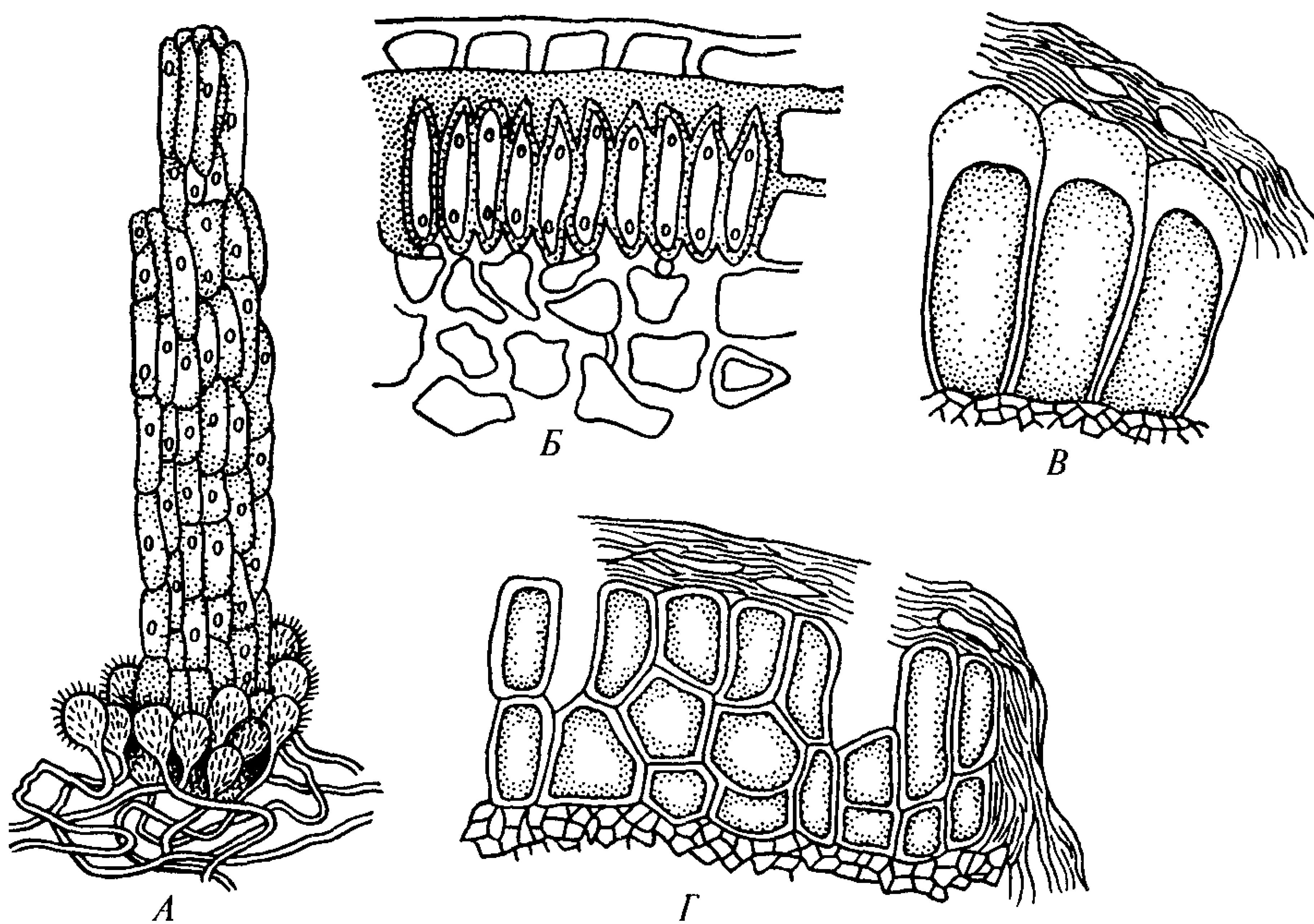


Рис. 175. Телиоспоры Uredinales:
А — Cronartium; *Б — Melampsora*; *В — Coleosporium*; *Г — Chrysomyxa*

им веймутовой сосны, оказавшейся сильно восприимчивой к нему, стало в США подлинным национальным бедствием. Одной из мер борьбы стало массовое уничтожение дикорастущей смородины в лесах. Только применение специального антибиотика, вводившегося в стволы сосен, позволило более или менее радикально решить проблему.

Род Chrysomyxa отличается тем, что телиоспоры развиваются в свободных ветвящихся цепочках (рис. 175, *Г*). Эции с перидием. Большинство видов — разнохозяинные паразиты на хвойных и двудольных.

Виды с телиоспорами на ножках (рис. 176) — ***семейство пукциниевые* (*Pucciniaceae*)** — наиболее обширная и в целом наиболее важная группа среди ржавчинных грибов. Ее представители могут быть одно- и разнохозяинными.

Род Uromyces, насчитывающий свыше 500 видов, отличается одноклеточными телиоспорами (рис. 176, *Б*). Эций с перидием. Теми же свойствами обладает уже упоминавшийся возбудитель ржавчины гороха (*U. pisi*), паразитирующий на молочае (0 и I) и горохе (II и III). Вид *U. striatus* поражает другое бобовое растение — люцерну; гаплофаза его также развивается на молочаях. На сахарной свекле паразитирует однохозяинный гриб *U. betae*, временами наносящий этой культуре большой ущерб.

У видов ***рода Gymnosporangium*** телиоспоры двуклеточные, на длинных ослизняющихся ножках, сливающиеся в общую студенистую массу. Эции с перидием. Гаплофаза развивается на видах розоцветных (яблоня, груша, рябина и др.), дикариофаза — на видах можжевельника. Примером может служить возбудитель сетчатой ржавчины груши (*G. sabinae*). Гриб этот имеет неполный цикл развития. Базидиоспоры заражают листья груши, где развиваются характерные оранжевые выросты с эциоспорами, заражающими только можжевельник, на котором развиваются телии с телиоспорами, прорастающими весной в базидии.

Род Puccinia характеризуется также двуклеточными телиоспорами, но ножки их не ослизняются, а студенистая масса не образуется (рис. 176, *В*). Эции с перидием. Это самый большой по числу видов род в порядке ржавчинных грибов: он насчитывает свыше 2 000 видов! Среди его представителей есть виды как однохозяинные, так и разнохозяинные, как с полным, так и с неполным циклом.

Наиболее известен вид *P. graminis* — возбудитель стеблевой ржавчины злаков (ее называют также линейной или черной ржавчиной). Пикнии и эции этого гриба развиваются на представителях семейства барбарисовых (Berberidaceae) — видах рода барбарис (*Berberis*) и магония (*Mahonia*). Эциоспоры заражают самые различные зла-

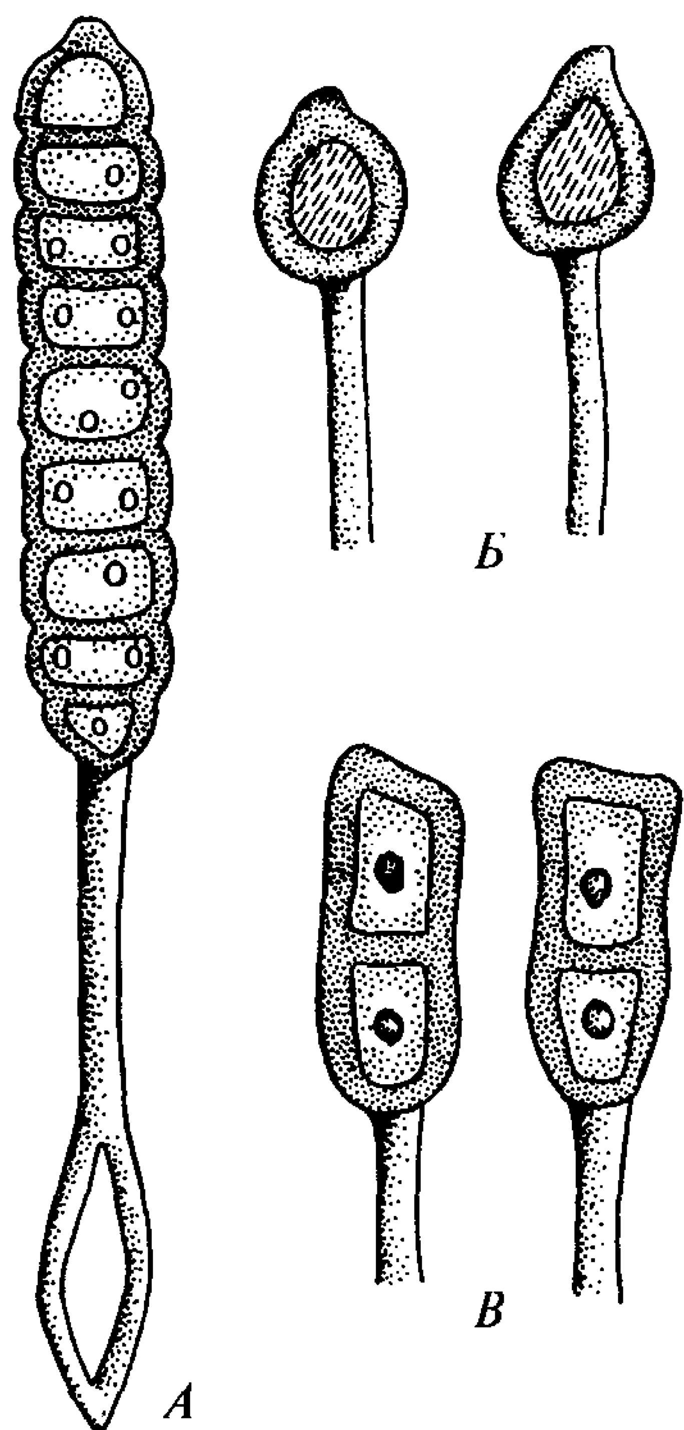


Рис. 176. Телиоспоры Uredinales:
А — Phragmidium; *Б — Uromyces*; *В — Puccinia*

ки — как дикорастущие, так и хлебные, на которых развиваются урединии и телии. Именно на этом виде был впервые прослежен полный цикл развития разнохозяинных ржавчинных грибов.

Хотя *P. graminis* характеризуется полным циклом развития, прохождение всех сталий необязательно. Например, возможна перезимовка дикариотичного мицелия в корневищах дикорастущих злаков с последующим переходом весной на культурные растения.

При исследовании *P. graminis* было открыто также существование специализированных форм и физиологических рас, впоследствии установленное у многих других фитопатогенных грибов. Было обнаружено, что вид *P. graminis* состоит из ряда *специализированных форм* (forma specialis), почти неотличимых по морфологии (размерам и форме спор), но способных заражать лишь определенные виды злаков. Так, пшеничная форма (*P. graminis* f. sp. *tritici*) паразитирует на пшенице, редко на ржи; ржаная (*P. graminis* f. sp. *secalis*) — на ржи, ячмене и некоторых видах пырея; овсяная (*P. graminis* f. sp. *avenae*) — на овсе и некоторых других представителях трибы Avenae; *P. graminis* f. sp. *phlei-pratensis* — на тимофеевке, лисохвосте и др.

Все эти формы в типичном случае имеют полный цикл развития, однако каждая из них обладает некоторыми экологическими особенностями, связанными с особенностями растений-хозяев. Так, *P. graminis* f. sp. *secalis* может зимовать в виде мицелия в корневищах некоторых видов пырея и с них переходить на рожь и ячмень; *P. graminis* f. sp. *tritici* более других связана с видами барбариса и часто заражает пшеницу, попадая сначала на дикорастущие злаки.

В составе каждой специализированной формы *P. graminis* имеются в свою очередь более мелкие специализированные единицы — *физиологические расы*, различающиеся степенью поражения определенных сортов растения-хозяина (их называют сорта-дифференциаторы). Степень поражения определяется следующим образом. Растения на стадии двух листьев заражают суспензией урединиоспор (или эциоспор) гриба и оценивают поражение по пятибалльной шкале:

0 — поражения нет;

1 — образуются очень мелкие урединии с заметной некротической зоной вокруг них;

2 — более или менее развитые урединии с ясной хлоротичной зоной вокруг них;

3 — хорошо развитые урединии со слабо развитой или полностью отсутствующей зоной некроза;

4 — хорошо развитые урединии без некрозов.

Каждый клон гриба характеризуется определенным набором реакций на специальных сортах-дифференциаторах. Каждый вариант такого набора характеризует определенную расу, которой придается постоянный порядковый номер. Новые расы возникают путем гибридизации или в результате мутаций. Необходим постоянный контроль над расовым составом патогена в том или ином регионе, так как могут появиться расы, к которым местные районированные сорта окажутся сильно восприимчивыми.

Вид *P. graminis* послужил хорошим объектом для изучения миграции фитопатогенных организмов на очень большие расстояния. Так, было показано, что в Западной Канаде источником раннего первичного заражения пшеницы

служат эциоспоры и урединиоспоры с юга США и даже севера Мексики. Осенью происходит обратное явление. Урединиоспоры на юге США (например, в Техасе) часто гибнут во время жаркого лета, но молодая озимая пшеница может в начале осени заражаться урединиоспорами, принесенными за сотни километров из зараженных ржавчиной более северных районов.

В России на хлебных злаках паразитируют, помимо *P. graminis*, еще несколько видов этого рода. Наиболее широко распространена и вредоносна бурая листовая ржавчина пшеницы (возбудитель — *P. triticina*). Начальный этап развития гриб проходит на видах рода василистник (*Thalictrum*), затем поражается пшеница. Этот гриб редко проходит полный цикл развития. Зимует он в виде урединиоспор или дикариотичного мицелия на озимой пшенице. Таким образом, он способен не один год существовать в дикариофазе. Такую ситуацию можно считать результатом своеобразной адаптивной эволюции: изменение биологии гриба в связи с особенностями развития его хозяина. Зимовка на озимых позволяет грибу почти постоянно находиться на живых растениях, а не на растительных остатках, где телиоспоры в период с осени до весны часто разрушаются микроорганизмами. Кроме того, виды василистника (растения, тяготеющие к более или менее сырым местам) не всегда имеются у гриба «под рукой». Прохождение время от времени полного цикла развития обеспечивает грибу генетическое разнообразие и в связи с этим дает возможность приспосабливаться к новым для него сортам. *P. triticina* поражает и некоторые дикорастущие злаки. У этого гриба известно много физиологических рас.

Во влажные и прохладные годы пшенице сильно вредит желтая ржавчина. Ее возбудитель *P. striiformis* известен только в дикариофазе, зимует на озимой пшенице.

Широко распространена корончатая ржавчина овса. Возбудитель — *P. coronifera*. Гаплофаза развивается на жестере слабительном (крушине слабительной — *Rhamnus cathartica*), дикариофаза — на овсе и некоторых других представителях трибы Avenae. Этот гриб обычно проходит полный цикл, поэтому наибольший вред он приносит в районах произрастания жестера. У *P. coronifera* также известны физиологические расы.

Для подсолнечника весьма губительна ржавчина, вызываемая однохозяинным грибом с полным циклом — *P. helianthi*. На молодых растениях развивается гаплофаза, на взрослых — дикариофаза.

Род Triphragmium отличается трехклеточными телиоспорами. Это однохозяинные ржавчинные грибы, развивающие все спороношения на представителях семейства Rosaceae. *T. ulmariae* — повсеместно встречающийся возбудитель ржавчины таволги — образует на верхней стороне листьев весной плоские желто-красные пикнии. Эции не развиваются, а сразу появляются урединии в виде крупных оранжевых выростов вдоль жилок листьев или листовых почек.

У видов ***рода Phragmidium*** телиоспоры при созревании делятся поперечными перегородками на 3—10 расположенных в ряд клеток (см. рис. 176, *А*). Эции типа Caeoma. Один из видов этого рода — однохозяинный гриб *P. rubi-idaei* — местами существенно вредит малине.

Для ***рода Hemileia*** характерны урединиоспоры и одноклеточные или двуклеточные телиоспоры, ножки которых выходят из устьиц пораженных растений. *H. vastathrix* — возбудитель ржавчины кофейного дерева. Пораженные этим

патогеном деревья сильно ослабевают и становятся более чувствительными к другим факторам: похолоданию, нематодам и т.д.

Ржавчина кофейного дерева сильно повлияла на жизнь и обычаи многих людей во всем мире. Так, например, после разрушительных эпифитотий этой ржавчины жители Британских островов, некогда известные как страстные поклонники кофе, в значительной мере переключились на чай.

На о. Шри-Ланка болезнь впервые была отмечена в 1875 г. За последующие 20 лет ущерб от нее был столь значителен, что на этом острове, бывшем одним из основных поставщиков кофе в мире, вместо кофе стали возделывать чай. Центр возделывания кофе переместился в Западное полушарие, где некоторое время *H. vastatrix* не было. Однако в 1970 г. гриб был отмечен в Бразилии, а затем быстро распространился по всем районам, где выращивается кофе. Сейчас он уже широко встречается не только в Бразилии, но и в Колумбии и других странах Южной Америки, нанося там существенный экономический ущерб.

Устойчивых к ржавчине сортов кофейного дерева нет, так что единственное рациональное средство борьбы — вырубка пораженных плантаций.

Порядок септобазидиевые — Septobasidiales

У большинства видов этого порядка нижняя часть базидии, где происходит кариогамия (пробазидия), имеет утолщенную стенку, напоминая телиоспору ржавчинных грибов (отсюда название одного из двух родов порядка *Uredinella*): родство с Uredinales подтверждается и данными по анализу рибосомной РНК. Плодовые тела сухие корковидные или губчатые, но не студенистые. Базидии разделены поперечными перегородками.

Септобазидиевые находятся в сложном симбиозе со щитовками. Их удлиненные базидиоспоры способны заражать молодых щитовок, которые после заражения не погибают, но отстают в развитии, не образуют щита и размножаются лишь в исключительных случаях. Когда эти насекомые прикрепляются к стволу дерева, гифы гриба вырастают из них и сначала образуют прилегающий к субстрату слой. Из него поднимаются многочисленные прямые жесткие гифы, поддерживающие сплетенную из гиф крышу, где и развивается спороношение. Под этой крышей всегда находится много здоровых щитовок, пользующихся ее защитой.

Класс устомицеты — Ustomycetes, или устилагиномицеты — Ustilaginomycetes

У представителей устомицетов базидия, как и у телиомицетов, обычно развивается из покоящейся споры, но эта спора возникает из ранее существовавшего мицелия. Имеются формы и без телиоспор. Септы простые, равномерной толщины или утолщенные к поре. Многослойных парентосом нет, но поры часто прикрыты колпачками или дисками в основном мембранного происхождения. В состав нейтральных сахаров клеточной стенки как основной компонент входит глюкоза, присутствуют также манноза и галактоза. Практически все представители — паразиты растений.

Важная особенность этого таксона смогла быть выявлена только с помощью электронного микроскопа: при взаимодействии паразита и хозяина формируется характерная зона. В ее образовании участвуют так называемые первичные интерактивные пузырьки, переносящие содержимое к мембране клетки хозяина. В результате в этой клетке у места контакта с паразитом при участии пузырьков появляются отложения электронно-плотных веществ, размер которых зависит от продолжительности активности пузырьков.

Порядок головневые — Ustilaginales

Все головневые грибы, как и ржавчинные, — облигатные биотрофные паразиты многих цветковых растений. Они вызывают характерные поражения тех или иных частей растения (очень часто генеративных, но нередко поражаются листья и стебли, а иногда и корни). Пораженные части выглядят как бы обгорелыми, обугленными (отсюда название болезни — головня, соответственно и название грибов). Связано это с тем, что внутри тканей растения из вегетативного мицелия развиваются в массе очень темные споры. По месту в жизненном цикле это телиоспоры. Для них применяется специальное название — *головневые споры*, или *устоспоры*. Они бывают одиночные, обособленные при созревании, или срастающиеся друг с другом в *спорокучки*. Такие спорокучки могут состоять только из собственно телиоспор, но дополнительно могут иметь светлые стерильные клетки, неспособные к прорастанию. Особенно крупные спорокучки у головневых грибов, поражающих водные растения — видов родов *Doassansia* и *Doassansiopsis*. Эти спорокучки распространяются в воде (подобно плодам кокосовой пальмы), а имеющие газообразное содержимое стерильные клетки выполняют функцию понтонов.

Мицелий у головневых грибов дикариотичный, эндофитный, большей частью межклетный, диффузный или локальный. Он распространяется по межклетникам тканей зараженных растений, проникая в клетки при помощи гаусториев. Нахождение мицелия в тканях поначалу мало сказывается на внешнем облике растений. Иногда он может даже стимулировать их развитие, и только когда начинается формирование устоспор, появляются и внешние сим-

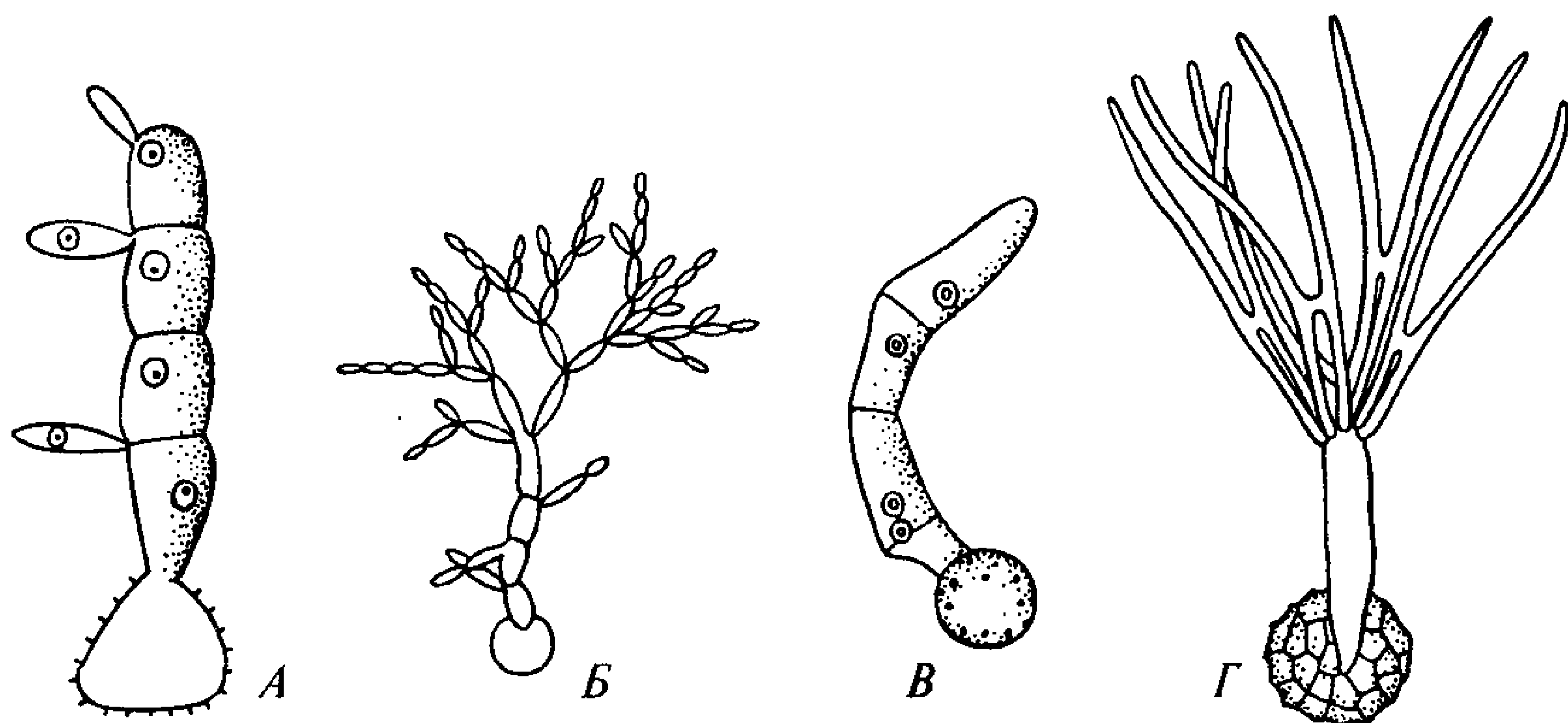


Рис. 177. Прорастание телиоспор Ustilaginales:
А — Ustilago sp.; *Б — Ustilago zeae*; *В — U. nuda*; *Г — Tilletia caries*

птомы поражения. В некоторых случаях скопление устоспор на вегетативных органах становится заметным вскоре после заражения растений, например при заражении кукурузы пузырчатой головней.

После освобождения из разрушенной ткани хозяина устоспоры обычно способны к немедленному прорастанию, но могут годами сохранять всхожесть. При прорастании они развивают базидии (рис. 177) без перегородок или с 1—3 перегородками. При образовании базидиоспор гаплоидное ядро в каждой клетке разделенной базидии делится и одно получившееся новое ядро идет в базидиоспору, а другое остается в базидии и может делиться снова, за счет чего могут образовываться новые базидиоспоры.

Циклы развития головневых грибов, различаясь в деталях, имеют одну общую особенность: заражение происходит только в дикариофазе*. Чаще всего это происходит следующим образом. Устоспоры, содержащие по 2 ядра дикариона, попадают в почву с зараженными спорами посевными зернами. Здесь они прорастают в базидию, в которую после мейоза поступают гаплоидные ядра, переходящие в базидиоспоры. На базидии развиваются 2 споры со знаком «+» и 2 — со знаком «–». Базидиоспоры непосредственно копулируют между собой с образованием копуляционных мостиков или сначала почкуются, а затем копуляция происходит уже между производными клетками. Почкующиеся клетки — *споридии*** — в культуре можно поддерживать достаточно долго (подобно дрожжевым клеткам). В любом случае после копуляции развивается дикариотичный мицелий. Он заражает растение, прорывая ткани молодых проростков до их выхода на поверхность почвы. Затем он проникает в конус нарастания и продвигается вверх, пронизывая узлы и междоузлия.

Когда растение-хозяин становится достаточно взрослым, мицелий в определенных местах распадается на отдельные клетки, одевающиеся темной оболочкой, — устоспоры. По этому типу развиваются: *Tilletia caries* — возбудитель твердой головни пшеницы, *T. secalis* — возбудитель твердой головни ржи, *Sphacelotheca panici-miliacei* — возбудитель пыльной головни проса, *Urocystis occulta* — возбудитель стеблевой головни ржи, *Ustilago hordei* — возбудитель твердой головни ячменя и многие другие головневые грибы.

У некоторых других головневых грибов цикл проходит несколько иначе. Например, устоспоры возбудителя пыльной головни пшеницы (*Ustilago tritici*) и ячменя (*U. nuda*) для дальнейшего развития должны попасть на рыльце цветка восприимчивого растения-хозяина, где они прорастают четырехклеточной базидией. Происходит мейоз, в результате которого возникает четыре гаплоидных ядра. Однако базидиоспоры не развиваются, а дикарион возникает путем перехода ядер из одной клетки базидии в другую или слияния соседних клеток (см. рис. 177, *В*). Если ядра разного знака находятся не в соседних клетках, могут образовываться специальные мостики (рис. 178, *А*). Мостики могут возникать также между клетками разных базидий (см. рис. 178, *А*). После образования дикариона из базидии вырастает дикариотичный мицелий, по пыльцевой трубке проникающий в завязь. При этом внешне семя выглядит совершенно нормально. Попав в почву, такие семена без видимых отклонений про-

---

* Уклоняющиеся случаи, связанные с диплоидностью, здесь не рассматриваются.

** Базидиоспоры, дающие споридии, часто тоже называют споридиями.

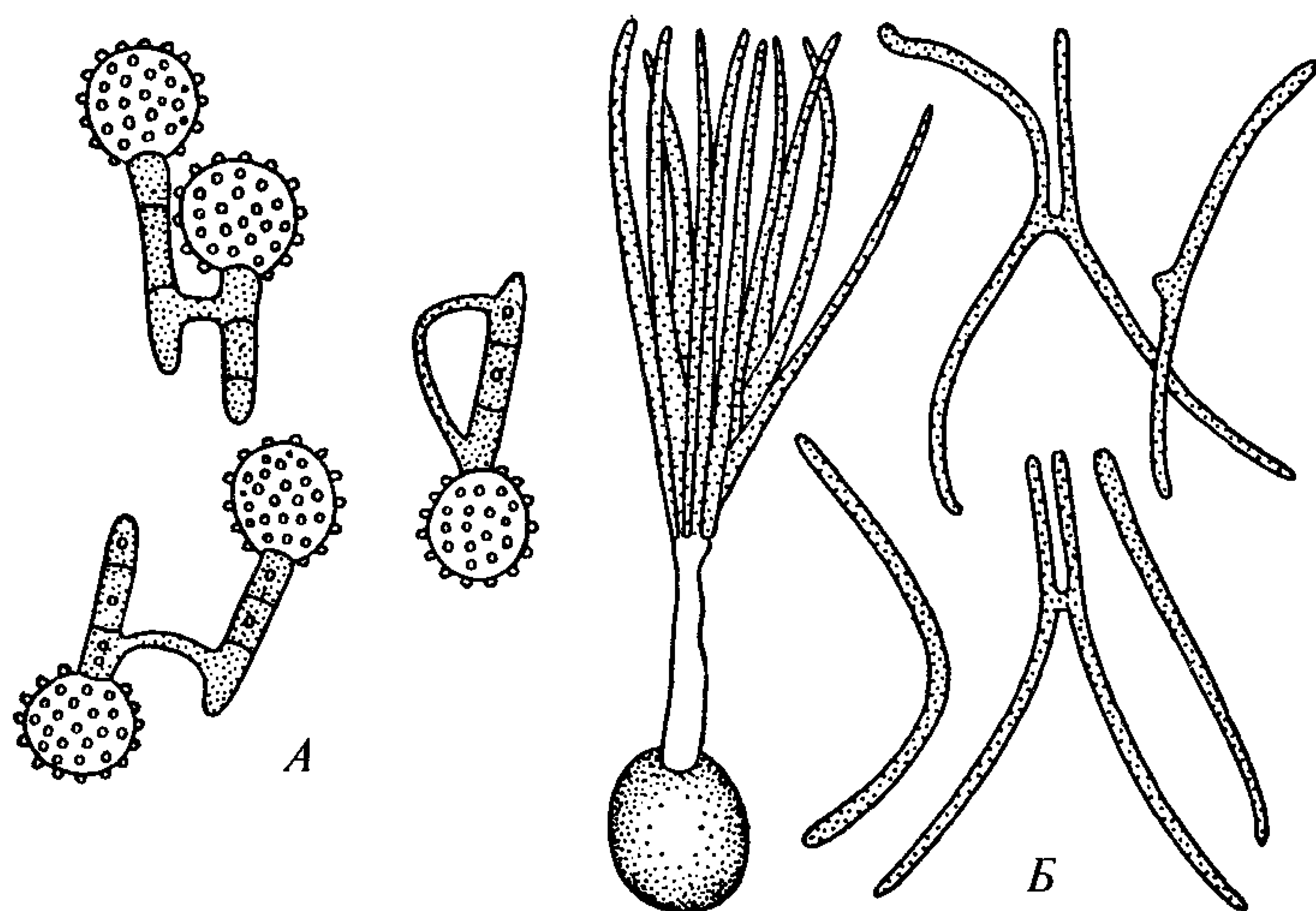


Рис. 178. Копуляция базидиоспор у головневых грибов:
А — род *Ustilago*; *Б* — род *Tilletia*

растают. Молодое растение развивается, и в нем развивается дикариотичный мицелий гриба. Он проникает в закладывающийся колос, обильно там разрастается, разрушает формирующиеся колоски и затем распадается на устоспоры. В вышедшем из листового влагалища колосе сохраняются только стержень и сильно разрушенные колоски. Все остальное превращается в темную пылящую массу устоспор, способных прорастать без периода покоя. Они переносятся ветром на завязи цветущих в это время колосьев. Цикл замыкается.

Специфику такого жизненного цикла необходимо учитывать при борьбе с соответствующими патогенами. Обычно в качестве меры химической борьбы с головневыми грибами применяют протравливание, т.е. обработку поверхности семян фунгицидами. В данном случае такая обработка будет эффективной только при использовании системных фунгицидов, проникающих во внутренние ткани семени (витавакс и др.).

Возбудитель пузырчатой головни кукурузы (*Ustilago maydis*) вызывает местные (локальные) поражения различных органов растения-хозяина (рис. 179): междоузлий, стеблей, листьев, женских и мужских цветков. Заражаться могут и молодые, и взрослые растения, но у взрослых растений восприимчивы только молодые растущие ткани. Здесь дикариотичный мицелий, проникнув в ткани растения-хозяина, разрастается, вызывая местные поражения в виде галлов или вздутий, заполненных телиоспорами гриба. Патологический рост этих новообразований обусловлен образуемыми грибом фитогормонами. Мицелий, обильно разрастаясь, разрушает ткань и распадается затем на устоспоры. Вначале масса спор прикрыта эпидермисом; после разрыва эпидермиса споры разносятся воздушными течениями. Они способны сразу прорастать, заражая новые растения.

Головневые грибы разделяются на две четкие группы, которым обычно придают ранг семейств (однако следует отметить, что в некоторых системах им придают ранг самостоятельных порядков и даже помещают довольно дале-

ко друг от друга в общей системе базидиомицетов). Это семейства устиляговые (Ustilaginaceae) и тиллециевые (Tilletiaceae). Основные различия их в том, что у первых базидия разделена поперечными перегородками (фрагмобазидия), а у вторых она одноклеточная (голобазидия). Кроме того, устиляговым свойственно почкование базидиоспор. Например, *Ustilago maydis* образует цепочки последовательно отпадающих споридий (см. рис. 177, *Б*), а у тиллециевых почкование базидиоспор хотя и встречается, но крайне редко.

В семействе устиляговые наиболее богат видами, наиболее распространен и имеет наибольшее значение ***род Ustilago***, характеризующийся одиночными, сравнительно крупными телиоспорами с шиповатой, реже гладкой поверхностью. Около 300 видов этого рода паразитируют на самых разных цветковых растениях. Большинство из них поражает репродуктивные органы. К роду *Ustilago* относятся многие экономически важные виды — прежде всего это возбудители головни хлебных злаков. Так, *U. tritici* вызывает пыльную головню пшеницы, *U. avenae* — пыльную головню овса, *U. nuda*, *U. nigra* и *U. hordei* — соответственно пыльную, черную и каменную головню ячменя, *U. maydis*— пузырчатую головню кукурузы.

У видов ***рода Sphacelotheca*** споровая масса вначале прикрыта оболочкой, состоящей из стерильных гиф и разрушенных тканей хозяина. Позднее оболочка разрывается, а находящиеся под ней телиоспоры распыляются. Споры одиночные, коричневые или оливковые, чаще с шиповатой поверхностью. *S. panici-miliacei* — возбудитель пыльной головни проса.

У видов ***рода Sorosporium*** устоспоры собраны в клубочки, окруженные студенистой оболочкой из нитевидных гиф, затем исчезающей, после чего клубочки легко распадаются. Телиоспоры от округлой до угловатой формы, в массе темно- или светло-красновато-коричневые.

В семействе тиллециевые наиболее важны представители обширного ***рода Tilletia***. Этот род характеризуется довольно крупными устоспорами, округлыми или овальными, обычно легко распыляющимися. Они образуются чаще всего в завязях пораженных растений. Споровая масса часто имеет селедочный запах (запах триметиламина). Из представителей рода наиболее важны возбудители нескольких болезней пшеницы. Твердую, или вонючую, головню этой культуры вызывает в средней полосе России вид *T. tritici*, в южной — *T. foetida*. Существует еще карликовая головня пшеницы, вызываемая *T. controversa*.



Рис. 179. Пузырчатая головня кукурузы (вздутия на молодых растениях)

У видов ***рода Urocystis*** устоспоры соединены в клубочки (спорокучки) по 5—10 клеток, из которых 1—2 центральные

(собственно устоспоры), более крупные и более темные, окружены несколькими светлыми стерильными клетками меньшего размера. В отличие от видов предыдущего рода, устоспоры *Urocystis* чаще формируются в надземных вегетативных органах растений-хозяев; поражение корней и соцветий встречается гораздо реже. Пораженные части растений искривляются, и на них появляются черные полосы и вздутия. Сначала они покрыты эпидермисом хозяина, позднее разрывающимся. Из представителей рода наиболее важны возбудители стеблевой головни ржи (*U. occulta*) и листовой головни лука (*U. cepulae*).

У видов обширного ***рода Entyloma*** устоспоры одиночные, от светло-желтых до коричневых, чаще с гладкой, иногда двуслойной оболочкой. Эти грибы образуют на листьях, стеблях, цветоножках или черешках и редко на корнях растений-хозяев пятна или вздутия, наполненные устоспорами.

Порядок экзобазидиевые — Exobasidiales

Все виды этого небольшого порядка (около 20 видов) — паразиты цветковых растений. Базидии не разделены перегородками (холобазидии), на их вершине образуется 2—4 базидиоспоры, расположенные на стеригмах. Базидии образуют на мицелии обширный рыхлый несомкнутый слой, напоминающий гимений. У некоторых видов базидии образуются пучками.

Грибы ***рода Exobasidium*** часто вызывают на пораженных растениях разнообразные опухоли, гипертрофию тканей, чаще всего окрашивающихся в красный или розовый цвет. Широко распространенный вид *E. vaccinii* (рис. 180) паразитирует главным образом на видах рода *Vaccinium* в широком смысле (бруснике, чернике, голубике и др.) и на представителях родов рододендрон (*Rhododendron*), багульник (*Ledum*), некоторых других. На поперечных разрезах в ткани пораженных мест видны рыхлые сплетения мицелия, заполняющие межклетники растения. На сплетении под кутикулой закладываются мно-

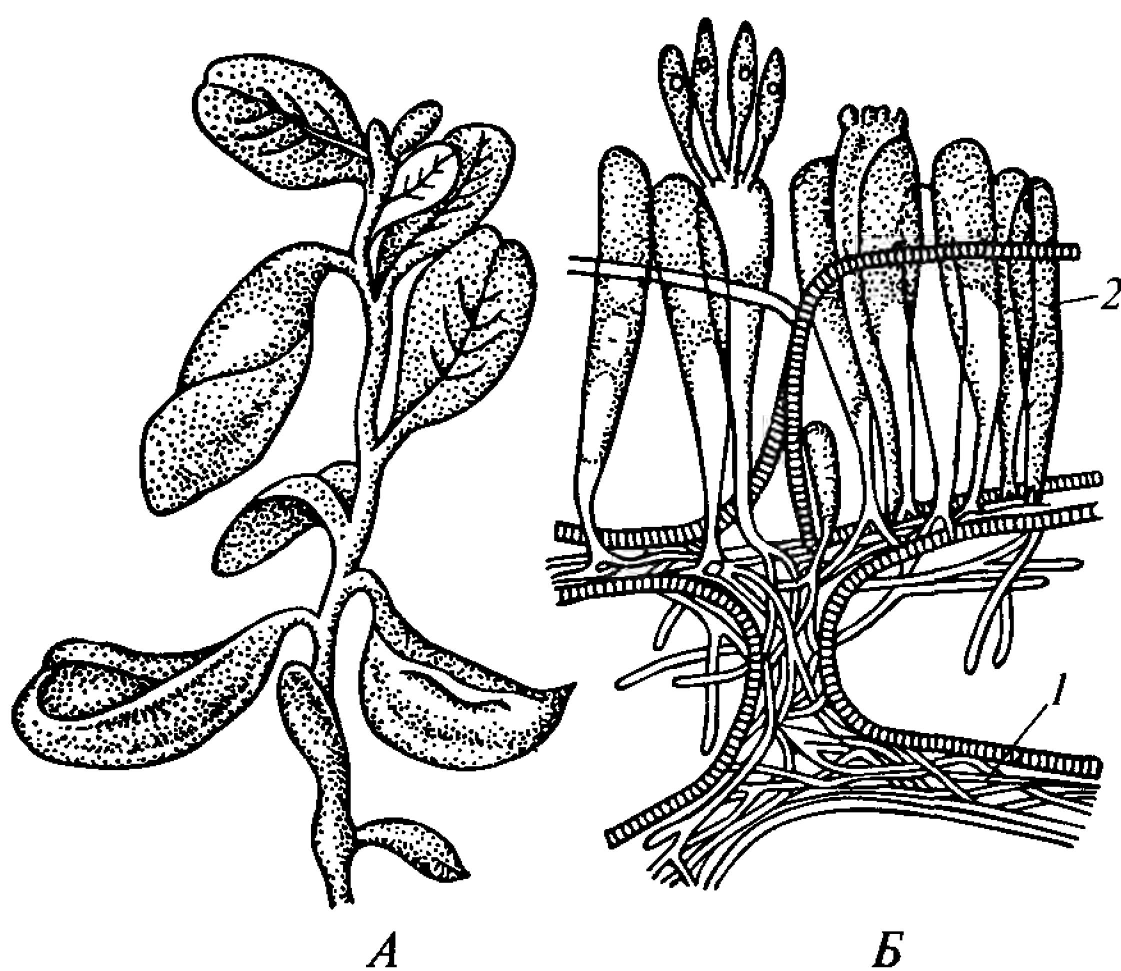


Рис. 180. *Exobasidium vaccinii*:

А — внешний вид пораженного растения; *Б* — разрез пораженного растения; *1* — гифы гриба в тканях растения; *2* — слой базидий с базидиоспорами

гочисленные параллельно расположенные базидии, впоследствии разрывающие кутикулу. *E. vexans* — важный паразит чайного куста, в некоторых местах (например, в Индии) приносящий большой ущерб этой культуре.

В Мурманской области найден паразитирующий на камнеломке гриб из другого рода — ***Arcticomyces warmingii***. У него под базидиями образуется более плотное, чем у видов предыдущего рода, сплетение гиф, что можно рассматривать как очень примитивное (зачаточное или редуцированное) плодовое тело.

Долгое время систематическое положение порядка экзобазидиевые оставалось неясным. Его сближали то с гименомицетами, то с гетеробазидиомицетами. Данные молекулярной систематики свидетельствуют, однако, о его близости к Ustilaginales. В пользу этого же говорит химический состав клеточной стенки и сходство зоны взаимодействия хозяина и паразита. Кроме того, кариогамия у Exobasidiales перед формированием базидиоспор происходит в клетках мицелия у основания базидий; эти клетки функционально можно трактовать как гомологи устоспор.

Класс собственно базидиомицеты — Basidiomycetes

Развивающиеся от мицелия базидии (чаще голобазидии) почти всегда располагаются на специальных плодовых телах (базидиомах) самого разного облика и строения, сложенных дикариотичным мицелием. Очень многие из этих плодовых тел как раз и называют в обиходе грибами.

Экология представителей данного класса может быть самой разнообразной. Это и сапротрофы, и микоризообразователи, и паразиты растений. Сюда же относятся базидиомицеты, входящие в состав лишайников. Сравнительно недавно в этом классе были установлены немногочисленные водные грибы и грибы, паразитирующие на человеке.

Подкласс гетеробазидиомицеты — Heterobasidiomycetidae

Гетеробазидиомицеты, или гетеробазидиальные грибы, образуют плодовые тела и отличаются от остальных базидиомицетов строением базидий, которые представляют собой *гетеробазидии*, т.е. разделяются на две части — *гипобазидию* и *эпибазидию*. Гетеробазидии разделены поперечными, иногда продольными перегородками на 4 клетки. У немногих представителей базидия неразделенная. Базидии одноклеточные, очень редко многоклеточные. Прорастают они обычно *репетитивно*, т.е. *вторичными конидиями*. Эти грибы часто называют дрожалковыми из-за студенистой консистенции плодовых тел большинства представителей. Наиболее характерные плодовые тела гетеробазидиальных грибов имеют бугорковидную или подушковидную форму и студенистую консистенцию. Вздутыми и студенистыми они бывают в сырую или дождливую погоду, а в сухую превращаются в тонкие темные корочки. Базидии

обычно располагаются в виде гимениального слоя. Долипоровые септы с неперфорированными парентосомами.

Большинство видов этого подкласса — сапротрофы на растительном субстрате.

Порядок тюланелловые — Tulasnellales

Представители этого порядка отличаются уникальным типом базидии. Она имеет широкую булавовидную форму, и на ее поверхности до мейоза или после него образуются четыре округлых или овальных выроста, которые одни авторы трактуют как стеригмы, а другие как эпибазидии. После того как в каждую из этих структур заходит ядро, она отделяется перегородкой от остальной базидии. На вершине выростов при благоприятных условиях образуется по одной базидиоспоре. Эти базидиоспоры могут образовывать вторичные споры, с силой отбрасываемые. Плодовые тела малозаметные, корковые.

К этому порядку относятся как сапротрофы, так и виды, образующие микоризу с наземными орхидными. Для симбионтов орхидных, описывавшихся как относящиеся к анаморфному роду *Rhizoctonia*, известна телеоморфа — *Gloeotulasnella calospora*.

К порядку *Tulasnellales* относили и ***род Thanatephorus***, который в настоящее время вместе еще с рядом родов выделяют (на основании в основном молекулярных данных) в отдельный **порядок цератобазидиевые (Ceratobasidiales)**. Из этого рода наиболее известен и важен вид *Th. cucumeris*, обычно встречающийся в виде анаморфы — *Rhizoctonia solani*. Эта форма существует в виде стерильного мицелия и размножается вегетативно, в частности при рассечении мицелия во время обработки почвы.

R. solani поражает широчайший круг растений-хозяев во всем мире. Вызываемые этим грибом заболевания могут быть различны: в частности, корневые гнили, рак, полегание, гнили плодов и даже поражения листьев. Борьба с этим патогеном осложнена еще тем, что гриб может образовывать склероции, длительное время сохраняющиеся в почве. При этом выявлены изоляты, патогенные для тех или иных растений, но в условиях эксперимента стимулирующие прорастание семян орхидных, не вызывая у них каких-либо патологических явлений.

Стерильный мицелий, в виде которого существует *Rhizoctonia*, отличается рядом характерных признаков. Это ветвление гиф под прямым углом (или близким к прямому), наличие долипоровой септы, отсутствие пряжек и сужение гифы у ее основания. Клетки могут быть одноядерными или двуядерными. Для идентификации изолятов возможна индукция половой стадии, однако это удается далеко не всегда. Поэтому имеет смысл располагать тестерными штаммами для отнесения неизвестных штаммов к той или иной группе анастомозов. Привлекаются также молекулярные данные.

Для некоторых видов *Rhizoctonia* с двуядерными клетками известны телеоморфы из рода *Ceratobasidium* или даже из других порядков.

Порядок аурикуляриевые — Auriculariales

Плодовые тела представителей порядка различной формы — широко распростертые, чашевидные или булавовидные, плотностуденистой, желеобраз-

ной консистенции. Базидии округлые, эпибазидия (1-) 2—4-клеточная, с поперечными перегородками (см. рис. 171, *Г*). Стеригмы клеток базидии неодинаковы по длине: они длиннее у нижних клеток и короче у верхних. По достижении стеригмами поверхности плодового тела на каждой из них образуется по одной базидиоспоре (рис. 181). Споры одноклеточные, бесцветные, редко они окрашенные.

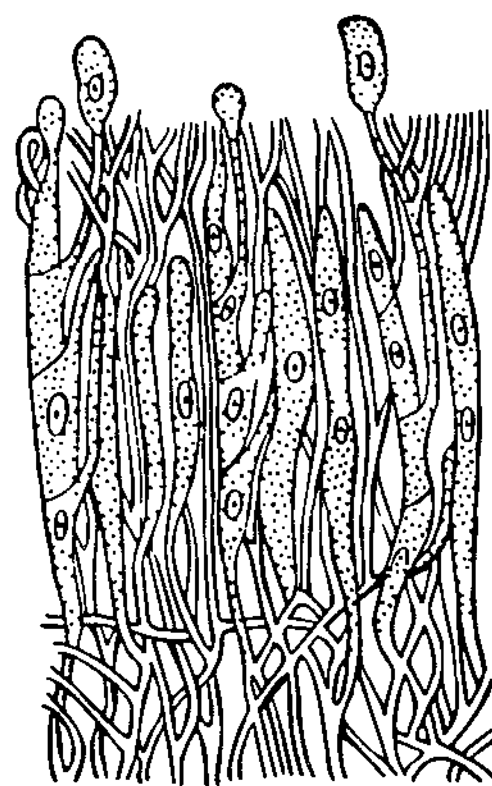


Рис. 181. Разрез через плодовое тело *Auricularia*

У видов ***рода Auricularia*** плодовые тела уховидные, студенистые, крупные. Все виды — сапротрофы на мертвой древесине. В основном они встречаются в субтропиках Юго-Восточной Азии и Америки. В Японии и некоторых провинциях Китая эти грибы, называемые «древесные уши», — излюбленные съедобные грибы. В России они особенно распространены на Дальнем Востоке. *A. mesenterica* имеет плодовые тела с распростертыми, отогнутыми шляпками или почти распростертые, сливающиеся, 3—12 см шириной и 2—4 мм толщиной. Гимений волнисто-ребристый или жилковатый, пурпурно-коричневый или светло-коричневый с лиловатым оттенком. Базидии цилиндрические с 4 базидиоспорами. Развивается на гниющей древесине широколиственных пород, однако чаще всего на древесине вязов (род *Úlmus*). Некоторые виды рода *Auricularia* в странах Юго-Восточной Азии культивируются.

Порядок дакримицетовые — Dacrymycetales

Плодовые тела дакримицетовых мелкие, студенистые или восковидные, разнообразного облика: широко распростертые, бугорковидные, подушковидные, блюдцевидные или прямостоячие, цилиндрические, лопатообразные, желтые, оранжевые, реже буроватые. Базидии, как правило, одноклеточные, по форме напоминающие камертон (рис. 182, *В*). Зрелая базидия имеет *стеригмы*, каждую из которых можно подразделить на *протостеригму* и *спикулум* — шиловидное окончание, на котором сидит базидия (рис. 182, *В*). Споры цилиндрические, аллантоидные или почти шаровидные, желтоватые, первоначально одноклеточные, но после отделения разделенные перегородками на несколько клеток. Все эти грибы — сапротрофы на древесных остатках. Преимущественно они вызывают бурую гниль обработанной древесины, особенно хвойных пород (скамейки, садовые столы и др.).

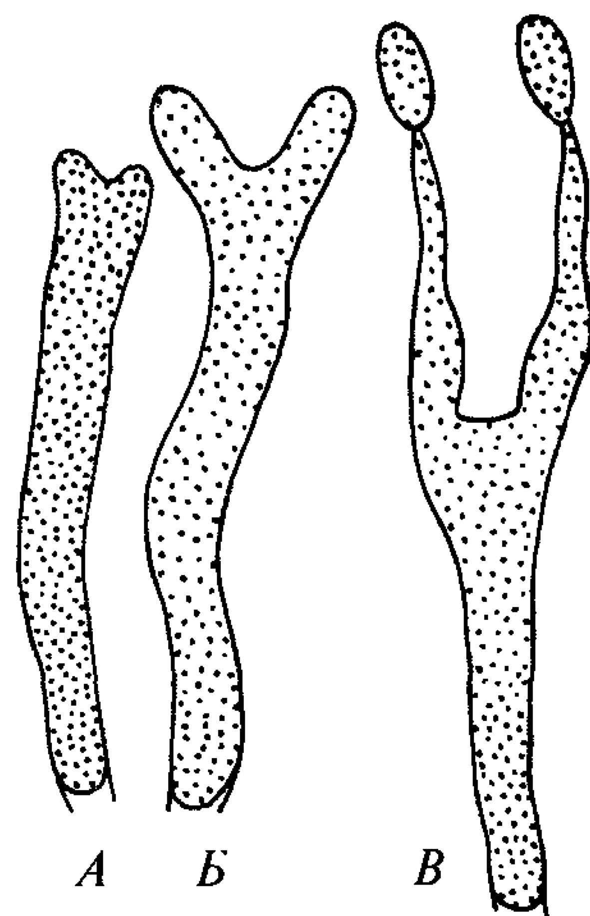


Рис. 182. Три стадии развития базидии *Dacrymyces nigrescens*:

А, Б — незрелая базидия; *В* — зрелая базидия (Э. Мюллер, В. Лёффлер, 1995)

У видов **рода *Dacrymyces*** плодовые тела в виде бугорков или подушечек. *D. palmatus* — один из наиболее распространенных в умеренной зоне видов. Плодовые тела его сидячие или с неясно выраженной ножкой, студенистые, с гладкой или морщинистой поверхностью. Встречаются на гниющей древесине хвойных пород.

Род Calocera отличается плодовыми телами, разветвленными в виде кораллов. У *C. cornea* они одиночные или в плотных группах, прямостоячие, цилиндрические, простые или слабо разветвленные, студенистые до хрящеватых, светло-желтые до желтовато-оранжевых с белым, иногда клубневидным основанием. Может показаться, что они растут на почве, но в действительности субстратом служит погруженная в почву древесина.

Подкласс дрожалковые, или тремелловые — Tremellomycetidae

У представителей подкласса могут быть плодовые тела (чаще студенистые, иногда ярко окрашенные), однако у некоторых дрожалковых они полностью отсутствуют. Базидии разделены продольными или скошенными перегородками на 4 клетки или без перегородок. Это диморфные грибы с гаплоидной дрожжевой фазой, развивающейся в результате почкования базидиоспор, и дикариофазой — мицелием с пряжками. Половой процесс — слияние почкующихся клеток дрожжевой фазы. Септа долипоровая, у представителей порядка Tremellales с очень характерными парентосомами в виде плюсковидных мембранных элементов, у представителей порядка Filobasidiales — без парентосом. Виды этого подкласса — сапротрофы на разных субстратах и паразиты (в том числе и человека).

Порядок тремелловые — Tremellales

Для порядка тремелловые характерны диморфные жизненные циклы: гаплоидная фаза дрожжевидная, а дикариотическая фаза представлена мицелием с пряжками и долипоровыми септами. Базидии, называемые тремеллоидными (см. рис. 171, *Б*), разделены продольными или косыми перегородками на 4 клетки. Стеригмы четко выражены, развиваются от каждой клетки базидии и выходят на поверхность плодового тела (рис. 183). Насколько известно, совместимость при скрещивании здесь определяется двумя локусами, причем для локуса *A* известно только два аллеля, а для локуса *B* — много.

Многие представители порядка — микопаразиты, образующие так называемые гаусториальные ветви, прилегающие к гифам хозяина и способные проникать в них. Большинство из таких грибов имеет плодовые тела, но у некоторых отдельные рассеянные базидии образуются в гимении плодовых тел хозяев.

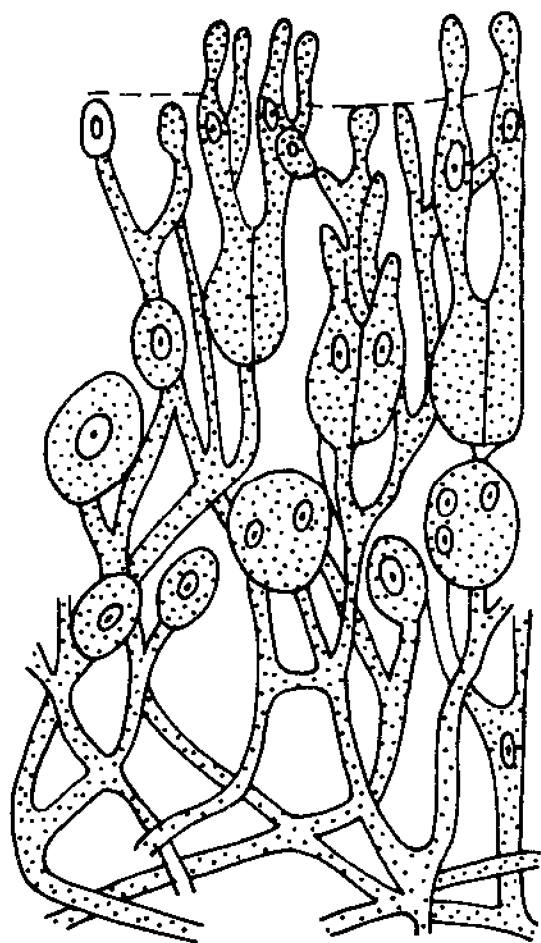


Рис. 183. Разрез через плодовое тело *Tremella*

У видов ***рода Tremella*** плодовые тела неправильной формы, часто лопастные, студенистые, обычно ярко окрашенные, желтые или оранжевые. Студенистые золотисто-оранжевые или ярко-желтые плодовые тела *T. mesenterica* обычно рассечены на лопасти. Они чаще бывают собраны группами на ветвях и пнях лиственных деревьев; особенно заметны в сырую погоду. Наиболее крупные плодовые тела из видов этого рода имеет *T. fuciformis*. Они представляют собой белые, иногда почти прозрачные лопасти до 10—12 см длиной. В Китае этот вид издревле культивируют в пищу и для получения лекарств.

У видов ***рода Exidia*** плодовые тела крупные, подушковидные, коричневые, бурые или черные, студенистые. У *E. saccharina* они неправильной формы, 1—2 см высотой и 5—10 см шириной, удлиненные, обычно приросшие всей нижней поверхностью к субстрату, с сильно волнисто-морщинистой поверхностью, студенистые, коричневые (цвета жженого сахара), у некоторых форм розоватые. Базидии почти шаровидные, четырехклеточные с длинными, цилиндрическими стеригмами. Споры аллантоидные. Развивается на гнилой древесине хвойных пород в хвойных и смешанных лесах.

Порядок филобазидиевые — Filobasidiales

Для этого порядка, включающего одно ***семейство филобазидиевые*** (***Filobasidiaceae***), сравнительно недавно было показано родство с Tremellales. Его представители отличаются от видов Tremellales тем, что у них отсутствуют макроскопические плодовые тела. В жизненном цикле чередуются дрожжевидная гаплофаза и дикариофаза, представленная мицелием с пряжками и долипоровыми септами, но без парентосом. У видов ***рода Cystobasidium*** имеются телиоспоры. У видов ***рода Filobasidiella*** базидиоспоры почкуются, давая цепочки дрожжевидных клеток.

F. neoformans — патогенный для человека вид, более известный под названием анаморфы — *Cryptococcus neoformans*. Соответственно болезнь, вызываемая им, носит название криптококкоз. Заражение происходит через органы дыхания, причем источником его служит преимущественно высохший помет голубей. Попав в легкие, патоген быстро проникает с током крови в головной мозг, в результате больной часто погибает. Наиболее опасен криптококкоз для лиц с ослабленной иммунной системой.

Было установлено, что одна разновидность этого гриба — *C. neoformans* var. *gattii* — ассоциирована с некоторыми видами эвкалиптов, в том числе с наиболее часто вывозимыми для посадок из Австралии. Считается, что широкое внедрение эвкалипта в Африку и Америку было сопряжено с распространением криптококкоза. Это пока единственный известный случай, когда распространение инфекционной болезни человека связано с распространением растения.

Подкласс гомобазидиомицеты — Homobasidiomycetidae, или собственно базидиомицеты — Basidiomycetidae

К этому подклассу относится несколько групп порядков. Виды этих групп образуют базидии с базидиоспорами на разнообразных по форме и строению плодовых телах или внутри них. У гименомицетов (афиллофороидных и агари-

коидных гомобазидиомицетов) базидии вместе со стерильными элементами формируют палисадный слой — *гимений* (отсюда их название — гименомицеты). Часть плодового тела, на которой развивается гимений, называется *гименофором*, стерильная часть — *трамой*. Существует несколько типов гименофора, и наиболее простой из них — *гладкий*. По мере усложнения на нем развиваются *бугорки*, *складки*, *шипики*, *пластинки* или *трубочки*, несущие на своей поверхности гимений. Эти особенности имеют важное систематическое значение.

Все большее значение для классификации и диагностики приобретают биохимические признаки.

Гименомицеты

Из базидиомицетов наиболее известны в обиходе представители группы гименомицетов. У этих грибов имеются в той или иной мере развитые плодовые тела (то, что в обиходе и зовется «грибами»). Базидии одноклеточные, развивающиеся непосредственно из производящей их клетки; они располагаются на плодовом теле, обычно чередуясь с различными стерильными элементами, в виде палисадного слоя — гимения. Стерильные элементы (рис. 184) различаются по развитию, морфологии и функциям, поэтому обобщающий термин «парафизы» здесь обычно не применяется. Это могут быть *гифиды* (*гифидии*) — окончания заходящих в гимений гиф, иногда разветвленные (*дендрогифиды*), *базидиолы* — молодые или недоразвившиеся базидии, *цистиды* (рис. 184, *А—З*) — крупные клетки, выступающие из гимения*, *щетинки* (рис. 184, *И*) — тоже крупные клетки, но толстостенные и пигментированные. Гименофор (поверхность плодовых тел, несущая гимений) может быть гладкий, в виде зубцов или шипов, складок; очень часто он трубчатый или пластинчатый. За счет этого значительно увеличивается спороносная поверхность. Таким образом, здесь решается та же задача, что и в случае складок и ячеек сморчковых грибов, только обычно гораздо эффективнее. Чтобы элементы гименофора, особенно тонкие пластинки, не могли смыкаться между собой, существуют цистиды.

Плодовые тела очень разнообразны по форме, величине, консистенции. Они могут быть распростертыми по субстрату в виде корочек (так называемые ресупинатные), распростерто-отогнутые, в виде кораллов, копытообразной формы или в виде «гриба» в обиходном понимании, т.е. состоять из круглой шляпки на центральной ножке.

Гимений гименомицетов может быть с самого начала открытым или же сперва он прикрыт тем или иным способом, но ко времени созревания базидиоспор всегда открывается.

Консистенция плодовых тел очень разнообразна: от кожистой или даже деревянистой до хрящеватой и мягко-мясистой. С возрастом плодовые тела могут высыхать или загнивать; у рода навозник (*Coprinus*, см. рис. 200, *Д*) шляпка при созревании спор претерпевает автолиз, превращаясь в темную жидкую массу, напоминающую чернила.

---

* Цистиды могут начинать развиваться вместе с базидиями под гимением (*гимениальные цистиды*) или же в более глубоких слоях плодового тела (*трамальные цистиды*).

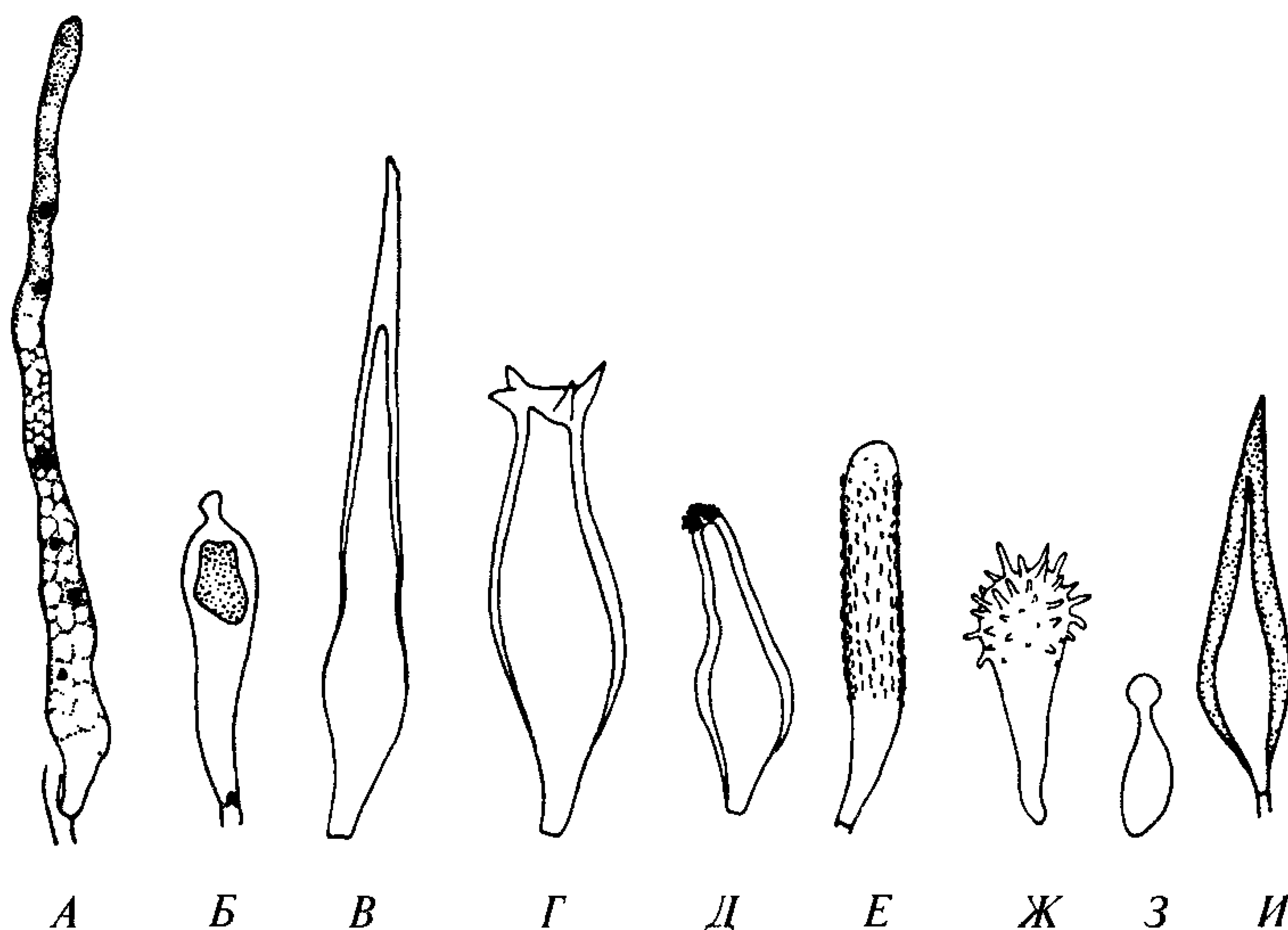


Рис. 184. Стерильные элементы гимения:
А—З — цистиды; *И* — щетинка (Э.Мюллер, В.Лёффлер, 1995)

Значительную долю объема плодового тела обычно составляет бесплодная часть, образованная рыхлым или плотным переплетением гиф. Часто сверху плодовое тело покрыто кожицей, состоящей из гиф с окрашенной оболочкой, чем обусловлена та или иная характерная окраска этого плодового тела. У некоторых гименомицетов, например маслят (род *Suillus*), оболочки гиф кожицы легко ослизняются, особенно в сырую погоду.

Плодовые тела гименомицетов могут быть однолетними или многолетними. У некоторых видов с многолетними плодовыми телами, например дубовой губки (*Daedalea quercina*, см. рис. 189), каждый год новые базидии развиваются в том же гимении, что и ранее. У других видов трубочки гименофора зарастают на следующий год, после чего образуется новый слой трубочек. На срезе плодовых тел эти слои обычно хорошо видны, наподобие годичных колец у деревьев. По ним можно определять возраст плодового тела. Так было установлено, что в отдельных случаях плодовые тела доживали примерно до 80 лет. Размеры плодовых тел гименомицетов сильно различаются, например диаметр шляпок от 2 (или даже меньше) до 70 см и более. Соответственно и масса их может быть от нескольких миллиграммов до 20 кг.

Окраска базидиоспор — стабильный для каждого вида признак. Она может быть разной. Имеются совершенно бесцветные (гиалиновые) базидиоспоры, но бывают и розовые, коричневые, темно-фиолетовые и даже сажисто-черные. От окраски базидиоспор зависит цвет всего гименофора. Споры гименомицетов разносятся в основном токами воздуха. В распространении спор многих видов принимают участие животные. Это и беспозвоночные (насекомые, улитки и др.), и позвоночные (разные птицы и млекопитающие, например дятлы, белки, олени, лоси). При этом споры могут переноситься на поверхности тел или проходить через пищеварительную систему, не теряя всхожести.

Гименомицеты встречаются в самых разных частях земного шара и в самых разных природных сообществах. Они растут в лесах, на лугах, в степях, на болотах и т.д.

Субстратом для них могут служить почва, древесина, различные растительные остатки. Грибница у них обычно многолетняя, пронизывающая субстрат.

Большинство видов этой группы — сапротрофы. Очень многие из них обитают на древесине, разлагая ее (ксилотрофы). В этом заключается глобальная роль представителей данной группы грибов, так как другие группы организмов — бактерии, аскомицеты и прочие грибы — принимают в разложении древесины лишь малое участие. Если бы не было ксилотрофных гименомицетов, мертвые деревья и их части не разлагались бы неограниченно долго. То же можно сказать и о другом мертвом растительном субстрате, особенно опавших листьях. Ежегодно огромное количество листового опада очень активно разлагается грибами, в основном гименомицетами. Естественно, столь же активно, как и в природе, мертвая древесина может разрушаться и в постройках различного рода. Здесь, если можно так выразиться, интересы природы и человека расходятся.

Гименомицеты бывают и некротрофными паразитами. При этом граница между сапротрофизмом и паразитизмом может быть очень смазанной. Так, многие виды трутовых грибов обитают в природе и как паразиты, и как сапротрофы. Некоторые из них, например окаймленный трутовик (*Fomitopsis pinicola*), часто сначала поселяются на живом дереве, убивают его, а затем продолжают развитие уже на мертвом субстрате.

Многие гименомицеты — почвенные сапротрофы, мицелий которых развивается в разных горизонтах гумусного слоя почвы.

Некоторые гименомицеты ассоциированы с муравьями. Например, шампиньон лесной (*Agaricus sylvaticus*) часто растет на муравейниках, пронизывая их мицелием и образуя на их поверхности плодовые тела.

Среди гименомицетов известны многочисленные микоризообразователи. Главным образом, это симбионты деревьев, образующие с ними эктомикоризу.

Есть среди гименомицетов и копротрофы, растущие на помете травоядных животных. В основном это представители семейства навозниковые (Coprinaceae). Встречаются и карбофильные виды, обитающие на субстратах, подвергшихся воздействию огня (на обугленной древесине, кострищах). Таковы, например, некоторые виды рода чешуйчатка (*Pholiota*).

Как уже упоминалось, микофильные грибы — это в основном зигомицеты и аскомицеты (включая их анаморфы). Однако есть немногочисленные микофилы и среди гименомицетов. Например, виды рода *Asterophora* образуют маленькие плодовые тела на плодовых телах некоторых видов из порядка сыроежковые (Russulales). Некоторые гименомицеты служат объектами промышленного выращивания.

Группу гименомицетов традиционно делили на два порядка — афиллофоровые (Aphyllophorales) и агариковые (Agaricales). В настоящее время их, по-видимому, целесообразнее рассматривать как две подгруппы гименомицетов без определенного таксономического статуса: афиллофороидные и агарикоидные гименомицеты.

У афиллофороидных гименомицетов плодовые тела самой разной формы, но обычно четко не дифференцированные на круглую шляпку и центральную

ножку; часто ножка вообще отсутствует или только зачаточная. По консистенции эти грибы чаще всего жесткие — кожистые до пробковидных или деревянистых; даже если в молодости они более или менее мягко-мясистые, то с возрастом не загнивают, а высыхают. Нередко встречаются многолетние плодовые тела. Гименофор самый разный — от гладкого до трубчатого, но пластинчатый встречается редко.

У агарикоидных гименомицетов плодовые тела обычно четко дифференцированы на круглую шляпку и центральную ножку, обычно сравнительно легко от нее отделяющуюся. Плодовые тела всегда однолетние, почти у всех с возрастом загнивающие. Гименофор пластинчатый и лишь у видов семейства болетовые (Boletaceae) трубчатый, но, в отличие от афиллофороидных гименомицетов, легко отделяющийся от мякоти плодового тела.

Афиллофороидные гименомицеты

Плодовые тела могут иметь самые разные размер, форму, консистенцию и анатомическое строение. Они бывают распростертые, корковые, консолевидные, булавовидные, а если и подразделены на шляпку и ножку, то эти части нечетко дифференцированы друг от друга. Гименофор гладкий, складчатый, в виде зубцов, очень часто трубчатый, но обычно не пластинчатый. Гифы мицелия тонкие (2—10 мкм в диаметре), бесцветные или слегка окрашенные.

Различают несколько морфологических типов плодовых тел. Они могут быть распростертые (ресупинатные), блюдцевидные или чашевидные с гименофором на внутренней стороне (своего рода «апотеции» в базидиомицетном варианте), веервидные, копытовидные, подушковидные, почковидные — во всех случаях с гименофором на нижней стороне, состоящие из одной шляпки без ножки или с зачаточной боковой ножкой; прямостоячие булавовидные или кустовидно разветвленные, обычно с гимением в верхней части.

Можно предполагать эволюцию этих форм — от слабо развитых, рыхлых плодовых тел с гладким гименофором на верхней стороне до хорошо развитых плодовых тел со сложным гименофором, обычно трубчатым, на нижней стороне. Однако несомненно, что это усложнение происходило независимо в нескольких эволюционных рядах. Некоторые морфологически примитивные формы могут представлять собой результат редукции.

Внутри плодовых тел различают три типа гиф. *Генеративные гифы* септированные, могут иметь пряжки. Стенки их обычно тонкие, но у некоторых видов могут быть утолщенными. Эти гифы дают начало базидиям и вегетативным гифам, если они имеются. У *вегетативных гиф* септы отсутствуют. В свою очередь эти гифы подразделяются на *связующие* и *скелетные*. Связующие гифы обычно обильно ветвящиеся, извилистые, могут быть разной толщины даже на небольшом протяжении. Рост их чаще бывает ограниченным. Скелетные же гифы обычно неветвящиеся, толстостенные, могут иметь неограниченный рост. Соответственно структура плодовых тел бывает трех типов:

1) *мономитическая* — характеризуется наличием только генеративных гиф;

2) *димитическая* — характеризуется тем, что наряду с генеративными присутствуют также связующие или скелетные гифы;

3) *тримитическая* — присутствуют все три типа гиф.

Афиллофороидные гименомицеты распространены практически во всех природных зонах, но особенно широко они встречаются в лесах, где являются основными разрушителями древесины.

Большинство видов — сапротрофы на древесине, лесном опаде, гумусе. Некоторые паразитируют на живых, особенно ослабленных деревьях и могут продолжать развиваться уже после их гибели; известны и паразиты на травянистых растениях, микоризообразователи и микобионты лишайников.

Среди сапротрофных афиллофороидных гименомицетов можно выделить виды, приуроченные к субстрату определенного характера: сухостойным деревьям, валежу, заготовленной древесине (так называемые «складские грибы»).

Особую экологическую группу среди афиллофороидных гименомицетов составляют так называемые домовые грибы, которые поражают древесину в различных постройках, в частности в деревянных домах и даже деревянные части в домах из кирпича или бетона. Поражение обычно бывает связано с использованием некачественной древесины при строительстве или неправильным содержанием постройки (например, если имеется течь в крыше). В настоящее время разработаны антисептики, хорошо предохраняющие древесину от повреждения грибами.

Классификация афиллофороидных гименомицетов долгое время основывалась преимущественно на самых внешних признаках, прежде всего облике плодового тела и типе гименофора. В настоящее время для этого все больше привлекаются микроскопические признаки: форма и окраска спор, наличие или отсутствие определенных стерильных элементов гимения (например, щетинок) и т.д., а также онтогенез плодовых тел и их биохимические признаки. Важнейшим критерием при классификации считается *тип онтогенеза плодовых тел* — двухфазное или однофазное развитие.

Во всех случаях развитие плодовых тел начинается одинаково. На вегетативном мицелии образуются уплотнения в виде маленьких узелков.

При *двухфазном* развитии происходит дифференцировка частей и элементов плодового тела, прежде всего, разделение на ножку и шляпку и последующее разрастание более или менее полностью сформировавшегося плодового тела за счет поглощения воды и питательных веществ. Ножка при этом может прикрепляться в центре, эксцентрично или сбоку. Гименофор располагается на нижней стороне шляпки, в виде пластинок, трубочек, шипов, складок. Плодовые тела более или менее мягко-мясистые и, как правило, недолговечные. Широко встречается образование кожицы, иногда только рудиментарной.

При *однофазном* развитии плодовое тело возникает из зачатка последовательно и без отчетливой фазы разрастания при постоянной дифференцировке. Плодовые тела обычно не мягко-мясистые, сравнительно долговечные. Они коралловидные, булавовидные, подушковидные или консолевидные, реже дифференцированы на шляпку и ножку. Могут быть многолетними. Гименофор трубчатый, складчатый или шиповатый. Иногда он гладкий, на верхней стороне плодового тела. Кожицы никогда не бывает.

Прежде чем рассмотреть отдельные порядки афиллофороидных гименомицетов, стоит несколько остановиться на понятии «*трутовые грибы*», или «*трутовики*». Раньше эта группа, характеризующаяся хорошо развитыми плодовыми телами с трубчатым, реже шиповидным, пластинчатым или лабиринто-

видным гименофором, трактовалась как одно семейство порядка афиллофоровые. Ныне же эта достаточно хорошо очерченная по морфологии и экологии группа, чрезвычайно важная в практическом отношении, распадается по разным порядкам и семействам.

Трутовые грибы обитают сапротрофно на мертвой древесине или паразитируют на живых деревьях, часто быстро приводя их к гибели. Мицелий развивается внутри древесины, а на поверхности формируются плодовые тела, обычно прикрепленные к субстрату боком. Мицелий и плодовые тела многих трутовиков многолетние.

Как правило, трутовые грибы ассоциированы с определенным типом субстрата. Так, обычно они обитают либо на хвойных, либо на лиственных породах; некоторые привязаны даже к определенному роду или виду дерева (например, ложный осиновый трутовик — только к осине).

Трутовики часто обитают только либо на живой, либо на мертвой древесине. Например, настоящий или плоский трутовики — преимущественно сапротрофы, а виды рода *Phellinus* — наоборот, преимущественно паразиты. Однако в целом трутовые грибы в большинстве своем — сапротрофы на мертвой древесине, а паразитируют чаще всего на ослабленных деревьях. Поэтому в природных растительных сообществах они играют роль «санитаров» леса, и в этом их положительная роль в природе. Однако после лесных пожаров или механических повреждений деревья могут оказаться легкой «добычей» трутовиков, поэтому основная мера борьбы с ними — не допускать повреждений деревьев.

При классификации афиллофороидные гименомицеты подразделяют на разное число порядков — от трех до десяти, а в некоторых системах и значительно больше. В любом случае некоторые порядки являются весьма гетерогенными.

Порядок лисичковые — Cantharellales

Плодовые тела самого различного облика: булавовидные, цилиндрические, коралловидно разветвленные или дифференцированные на шляпку и ножку, более или менее постепенно переходящие друг в друга и друг от друга не отделяющиеся. Гименофор гладкий, складчатый или шиповатый.

Представители порядка — сапротрофы на почве и древесине, микоризообразователи, реже паразиты растений.

Род Hydnum включает грибы с шиповатым гименофором (т.е. они относятся к сборной группе «ежовиковых грибов», как и виды родов *Hydnellum* и *Sarcodon*). Плодовые тела мясистые, от беловатых до желтых и кирпично-красных. Наиболее известен съедобный вид *H. repandum*, обитающий в хвойных и лиственных лесах (рис. 185).

***Род лисичка* (*Cantharellus*)** характеризуется относительно мясистыми плодовыми телами с лопастными, образующими аморфную воронку шляпками на центральной или эксцентричной ножке. Гименофор в виде вильчато разветвленных складок, находящихся на ножке. Наиболее распространена и известна съедобная лисичка желтая (*C. cibarius*), образующая микоризу с сосной (рис. 186, *А*). Этот гриб ценится у грибников за то, что почти никогда не поражается личинками насекомых (не «червивеет»).

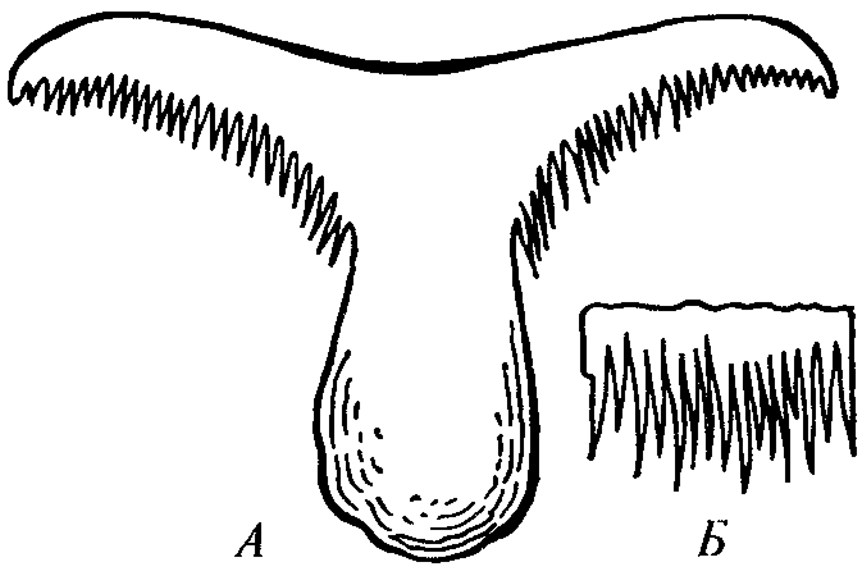


Рис. 185. *Hydnum repandum*:
А — продольный разрез через плодовое тело; *Б* — шиповидный гименофор

Род Craterellus отличается от предыдущего гладким, бугорчатым или морщинистым гименофором. Вид *C. cornucopioides*, называемый «лисичка серая», имеет воронковидное, тонкое, мясисто-перепончатое плодовое тело дымчато-серого, почти черного цвета (рис. 186, *Б*).

Виды с плодовыми телами булавовидной или цилиндрической формы, часто коралловидно разветвленные, известны под названием ***рогатиковых грибов***. Раньше их рассматривали как одно семейство, а в настоящее время обычно трактуют как несколько семейств. Из этой группы мы рассмотрим роды *Ramaria* и *Clavariadelphus*.

Род Ramaria объединяет виды с крупными, сильно разветвленными плодовыми телами, имеющими хорошо выраженный единый «ствол» в основании. «Ветви» округлые в сечении, часто яркой окраски. Охряно-бурые споры шероховатые — от тонко-бородавчатых до шиповатых. Обитают на почве, гумусе, изредка на древесине. *R. flava* (рис. 186, *В*) съедобна.

Виды ***рода Clavariadelphus*** имеют плодовые тела в форме цилиндра, булавы или трубы, охряно-желтого или рыжеватого цвета (рис. 186, *Г*).

У видов ***рода Typhula*** плодовые тела от мелких до среднего размера, часто нитевидные или булавовидно-цилиндрические. В большинстве случаев они вырастают из подземного склероция (рис. 187). Это преимущественно сапротрофы на отмерших частях растений, но есть и паразиты, поражающие живые растения. Вид *T. graminis* вызывает тифулез озимых злаков, в частности пшеницы. При стечении благоприятных для гриба условий (нахождение растений в определенной стадии развития и стабильная в течение нескольких дней температура у поверхности почвы около 4 °С) поражение пшеницы тифулезом может иметь массовый характер.

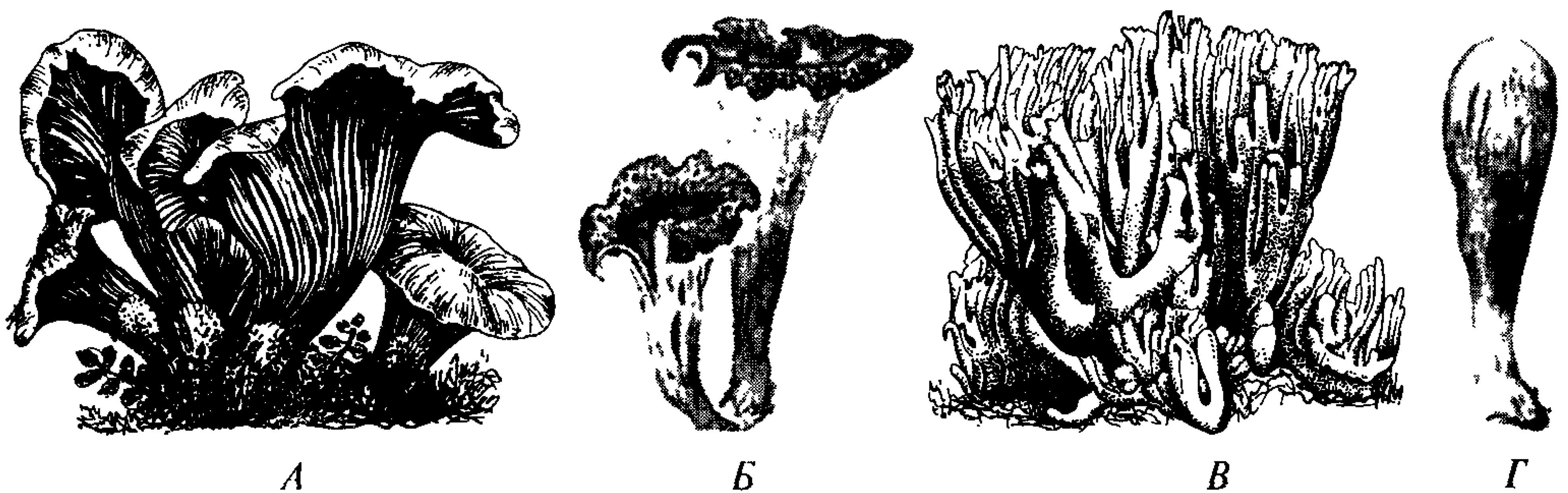
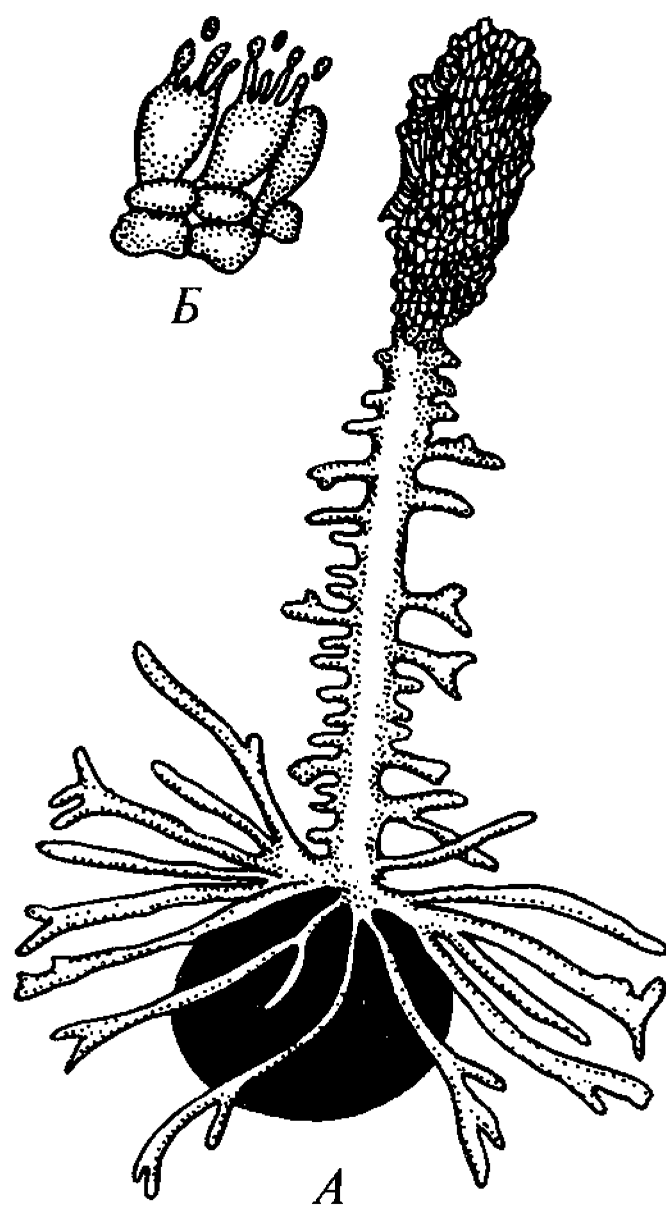


Рис. 186. Порядок Cantharellales. Плодовые тела:
А — *Cantharellus cibarius*; *Б* — *Craterellus cornucopioides*; *В* — *Ramaria flava*; *Г* — *Clavariadelphus pistillaris*

Рис. 187. Плодовое тело *Typhula*:
А — проросший склероций во время образования базидий; *Б* — базидии и базидиоспоры



Род Sparassis объединяет виды с мясистыми плодовыми телами, состоящими из многочисленных сильно уплощенных, иногда сливающихся между собой ветвей. Они развиваются у оснований стволов деревьев. Вид *S. crispa*, называемый иногда «грибная капуста», обитает почти исключительно на соснах. Его плодовые тела, если они не слишком старые, съедобны.

Порядок пориевые — Poriales

Плодовые тела представителей этого явно гетерогенного, выделяемого лишь условно, порядка весьма разнообразны по форме, консистенции и микроскопическому строению. Гименофор гладкий, бугорчатый, трубчатый, реже пластинчатый. У видов с трубчатым гименофором последний не отделяется от мякоти плодового тела. Рост плодовых тел однофазный.

К пориевым относится подавляющее большинство трутовых грибов, которые все, как уже упоминалось, являются дереворазрушителями. С древесиной ассоциирован и ряд других представителей порядка, в частности наиболее вредоносные домовые грибы. Встречаются и почвенные грибы, но их сравнительно немного.

Наиболее примитивные пориевые имеют распростертые (ресупинатные) плодовые тела, иногда частично отстающие от субстрата. Гименофор у них гладкий или в той или иной мере складчатый.

Род Fomes отличается объемистыми многолетними плодовыми телами, покрытыми сверху твердой коркой, обычно серой, реже (у молодых плодовых тел) светло-буроватой. Каждый год у них нарастает новый слой трубочек, что очень хорошо видно на срезе; этим слоям соответствуют зоны на поверхности шляпки. Ткань шляпки от рыжевато-бурой до буровато-ржавой, пробковая, сравнительно рыхлая. Раньше ее использовали для получения и поддержания огня. Ее освобождали от корки, вываривали, высушивали, измельчали и пропитывали раствором селитры. Приготовленный таким образом трут при попадании искр начинал тлеть.

В лесах умеренной зоны очень широко встречается трутовик настоящий (*F. fomentarius*), развивающийся на мертвых или сильно ослабленных лиственных породах, особенно березах (рис. 188). Он вызывает коррозионную (белую, мягкую) гниль: разрушается лигнин, а целлюлоза в значительной степени сохраняется. Сначала пораженная часть древесины светлая, неравномерной окраски, а непораженные части отграничены от нее темными зонами.

Плодовые тела видов ***рода Fomitopsis*** похожи на плодовые тела настоящего трутовика (недаром его родовое название «Fomitopsis» обозначает «похожий на

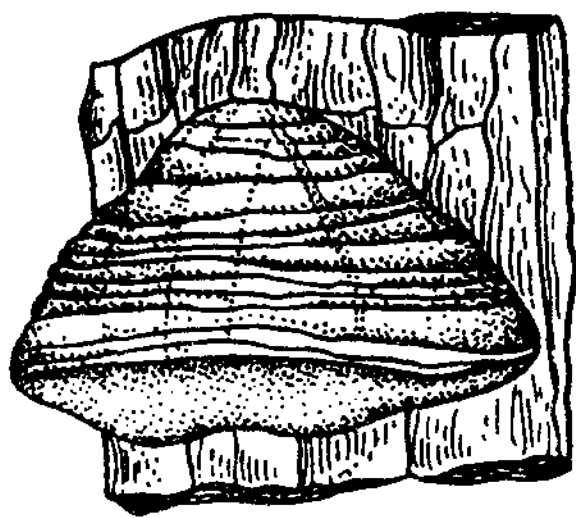


Рис. 188. *Fomes fomentarius*. Плодовое тело

Fomes»). Они также многолетние, и у них также ежегодно нарастает новый слой трубочек. Однако поверхность их плодовых тел более темная, почти черная, а ткань и гименофор не буровато-ржавые, а светлых тонов: беловатые, желтоватые, розовые, розовато-бурые и т.д. Споры более мелкие.

Наиболее широко распространен и известен окаймленный трутовик (*F. pinicola*). Ткань и гименофор у него светло-желтые. Когда нарастает новый слой трубочек, соответствующая ему часть поверхности плодового тела, как и трубочки, бывает сначала светло-желтой. Потом она становится красной («бордовой»), а впоследствии еще темнеет и принимает тот же цвет, что и поверхность более старой части. Будучи светло-желтой или красной, она довольно резко выделяется в виде каймы — откуда и русское название «окаймленный трутовик».

Гриб этот интересен своей экологией. Научное видовое название его явно неудачно. Слово «pinicola» переводится как «живущий на сосне», «сосновый житель». Встречается же гриб далеко не только на этой породе (например, в Подмосковье как раз на сосне он встречается относительно редко). Его можно встретить на березе, осине, липе, клене, ели и других породах, как хвойных, так и лиственных. Обитать он может и на живом, и на мертвом субстрате; иногда поселяется на деревьях, не очень ослабленных, быстро вызывая их гибель. Растет гриб и на валеже, а также как складской и домовый. Правда, на постройках (домах, избушках и т.д.) он встречается не так часто и предпочитает деревянные заборные столбы.

***Корневая губка* (*Heterobasidion annosum*)** поражает преимущественно хвойные породы, в частности сосну и ель, вызывая гниль корней и нижней части стволов. Иногда она распространяется очень широко, что приводит к массовому отмиранию деревьев и соответственно к значительному экономическому ущербу в лесном хозяйстве. Внешне поражение распознать не всегда легко. Наиболее характерный симптом — приобретение стволом в основании овальной формы и обильное истечение смолы с одной из его сторон. Предлагались разные методы выявления поражения. Интересно, что самым дешевым и самым надежным способом оказалось применение собак. Специально натасканные собаки делают стойку перед пораженным деревом.

Род Pycnoporus отличается небольшими плоскими, обычно сильно вытянутыми в ширину плодовыми телами. К этому роду относится киноварно-красный трутовик (*P. cinnabarinus*), свежие плодовые тела которого имеют цвет свежего кирпича. Потом поверхность шляпки может сильно выцветать, становясь грязно-беловатой, но гименофор хорошо сохраняет исходную окраску. В плане экологии гриб интересен тем, что встречается исключительно на валежных березах и осинах. Легче всего его найти на упавших деревьях через несколько лет после лесного пожара. По-видимому, гриб не карбофил, а очень светолюбив, потому что в светлых частях леса встречается и там, где никакого воздействия огня не было. Киноварно-красный трутовик давно был известен в народе как обладающий целебными свойствами. В настоящее время он применяется как противораковое средство. Он заготавливается в природе, а также разработаны методы его культивирования.

Пахучий трутовик (***Gloeophyllum odoratum***) имеет плодовые тела неправильной формы с запахом аниса, не исчезающим довольно долго даже при хранении. Он предпочитает расположенные вертикально срезы пней (если дерево было выворочено с корнем, а потом спилено) или торцы бревен. Это типичный «складской гриб».

На различных породах и в различных условиях широко распространены кожистые губки — виды ***рода Coriolus***. Их тонкие однолетние плодовые тела, как правило, образуются большими группами, довольно тесно прилегая друг к другу. Они вызывают белую гниль.

У рассмотренных нами ранее видов грибов, характеризующихся многолетними плодовыми телами, каждый год нарастает новый слой трубочек. Другой тип многолетних плодовых тел наблюдается у представителей ***рода Daedalea***. Грибы эти, вызывающие бурую гниль древесины, имеют так называемый лабиринтовидный гименофор: отсюда и родовое название — в память мифического строителя и изобретателя Дедала, создавшего архитектурное сооружение Лабиринт (сложную систему коридоров) для чудовища Минотавра. Гименофор этот можно трактовать и как состоящий из сильно уплощенных, крупных, неправильной формы трубочек, и как состоящий из сильно анастомозирующих пластинок. Каждый год новый плодущий слой не образуется, а новые базидии развиваются на том же гименофоре.

Дубовая губка (*D. quercina*, рис. 189) — широко распространенный сапротроф на пнях и стволах дубов, буков и каштанов, а также обработанной древесине этих пород.

Серно-желтый трутовик (***Laetiporus sulphureus***) имеет однолетние сидячие плодовые тела («языки») различных оттенков желтого и оранжевого цвета, развивающиеся обычно группами на стволах лиственных, реже хвойных деревьев. Первоначально его плодовые тела сравнительно мягкие, почти мясистые. Потом они становятся пористыми, ломкими, по консистенции напоминающими пенопласт. Чаще всего их можно встретить на еще живых деревьях. Гриб вызывает бурую, быстро распространяющуюся центральную гниль. Молодые плодовые тела съедобны.

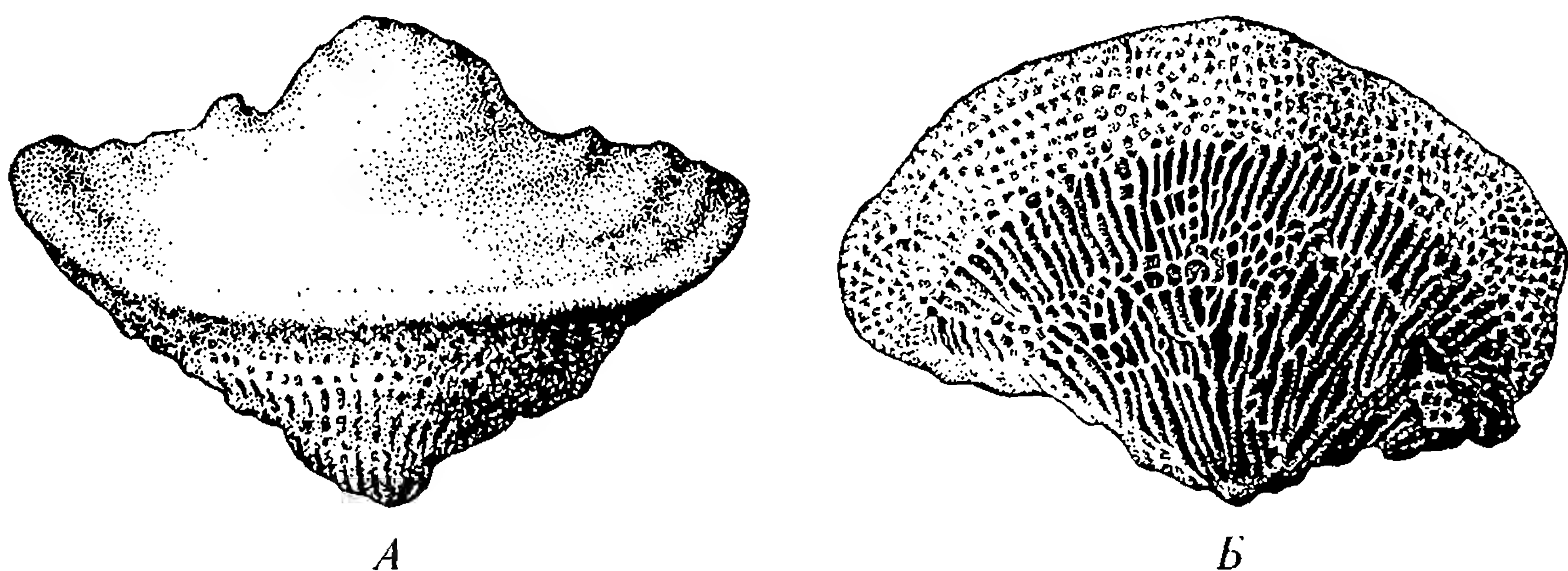


Рис. 189. *Daedalea quercina*:
А — общий вид; *Б* — лабиринтовидный гименофор

Порядок гименохетовые — Hymenochaetales

У видов этого порядка гифы, не имеющие пряжек, окрашены коричневыми пигментами (стирилпиронами). Порядок отличается (о чем говорит и название типового рода) наличием щетинок и щетинкоподобных элементов в гимении. Плодовые тела самого разного облика: от корковидных и кожистых до имеющих форму полукруглой шляпки (наподобие плодовых тел у видов родов *Fomes* или *Fomitopsis*, попадающих в группу трутовых грибов), иногда в той или иной мере нисходящей по субстрату. У одних и тех же видов наряду с полукруглыми, консолевидными плодовыми телами могут встречаться и распростертые (ресупинатные) формы. Гименофор — от гладкого до типично трубчатого. Споры гладкостенные, при созревании окрашенные.

Для многих представителей порядка характерны привязанность к живым деревьям и более умеренный паразитизм на них. Если, например, окаймленный трутовик, поселившись на живом дереве, убивает его примерно за 2—3 года, то некоторые гименохетовые могут жить на дереве десятилетиями, не убивая его (и погибает оно часто оттого, что его живым валит ветром).

Виды ***рода Phellinus*** имеют многолетние плодовые тела самой разнообразной формы — от копытовидной до распростертой (ресупинатной), причем форма плодового тела может сильно варьировать в пределах одного вида. В отличие от значительной части других трутовых грибов представители этого рода чаще поселяются на живых деревьях и обладают относительно умеренным паразитизмом (насколько это вообще можно говорить в случае некротрофного паразитизма трутовиков).

Широко распространен ложный трутовик (*P. igniarius*). Нередко он встречается на живых березах. Внешне (размером и формой) его плодовые тела очень напоминают плодовые тела настоящего трутовика, однако поверхность их очень темная, почти черная, покрытая мелкими трещинками, а гименофор бурый. Консистенция плодового тела очень плотная (почему он, по-видимому, не годился для изготовления трута и соответственно заслужил название «ложный»; с другой стороны, видовой эпитет «igniarius» переводится как «воспламеняющийся»).

Ложный осиновый трутовик (*P. tremulae*) отличается от предыдущего вида шляпками меньшего размера, с небольшой площадью верхней стороны и обычно скошенной нижней стороной с гименофором. Поселяется он только на осинах, часто на сравнительно молодых. В лесах редко можно встретить осину, не пораженную этим трутовиком. Дерево может десятилетиями жить вместе с грибом и не погибает, хотя обычно выглядит достаточно угнетенным: с разреженной кроной, большим количеством сухих сучьев. Центральная часть ствола сгнивает, и дерево, еще живое, становится легкой «добычей» ветра. Велись специальные работы по выведению сортов осины, устойчивых к *P. tremulae*.

На хвойных породах обитают различные формы *P. pini* с мелкими плодовыми телами, обычно помногу сгруппированными. Пораженные им деревья могут жить, как и в случае предыдущих видов, достаточно долго.

У плодовых тел ***рода Inonotus*** консистенция в молодом состоянии довольно мягкая, водянистая или мясисто-губчатая до пробково-мясистой. Плодовые тела однолетние.

В лесах нередко можно встретить на живых березах и ольхах черные желваки, называемые в народе «чага». Это стерильная форма гриба *I. obliquus*, в образование которой вовлекаются видоизмененные ткани дерева. Непосредственно от гриба дерево обычно не погибает, но ствол в том месте, где находится чага, теряет прочность, и дерево ломается ветром. После этого и на оставшейся части ствола, и на той его части, которая оказалась на земле, развиваются плодовые тела в виде очень нежного, тонкого белого налета, напоминающего налет плесени. Эти плодовые тела недолговечны и сравнительно быстро исчезают. Чага, как и киноварно-красный трутовик, издревле применялась в народной медицине. Считается, что она обладает тонизирующим действием и помогает при разных заболеваниях, особенно пищеварительного тракта. Есть данные и об ее противораковом действии. Чагу можно заваривать кипятком и пить как чай.

Порядок ганодермовые — Ganodermatales

Этот небольшой по числу видов порядок характеризуется тем, что оболочка базидиоспор двухслойная. Внешний слой (эписпорий) гладкий и бесцветный, состоящий из гемицеллюлозы, а внутренний слой (эндоспорий) состоит из хитина и имеет бородавчатые или шиповатые выступы, внедряющиеся во внешнюю оболочку. Споры в зрелом состоянии как бы со срезанным концом, яйцевидные или овальные, от рыжевато-бурых до бурых.

Плодовые тела однолетние или многолетние, разной формы и консистенции, покрытые хорошо выраженной коркой. Ее образуют особые гифы с утолщенными концами, расположенные палисадным слоем. У всех видов, кроме одного (правда, наиболее распространенного и наиболее широко известного), корка блестящая, как бы лакированная. Ткань плодовых тел буроватая.

Из нескольких родов порядка в России встречается только один — ***Ganoderma***.

Очень часто в наших лесах встречается плоский трутовик (*G. lipsiense**), обычно как сапротроф (очень редко как паразит) на лиственных, реже хвойных породах в самых разных природных зонах. Его светло-коричневые плодовые тела могут достигать в диаметре полуметра и более. Поверхность плодовых тел в отличие от остальных ганодермовых матовая, часто с многочисленными галлами, образуемыми осами. Гриб вызывает белую или желтоватую коррозионную гниль корней и оснований стволов.

Более теплолюбивый вид этого рода — лакированный трутовик (*G. lucidum*) внешне отличается тем, что небольшие шляпки его вытянуты в довольно тонкую и иногда длинную ножку (рис. 190). Как и предыдущий вид, он обитает преимущественно на лиственных породах, причем в разных регионах может предпочитать разные породы. Гриб вызывает

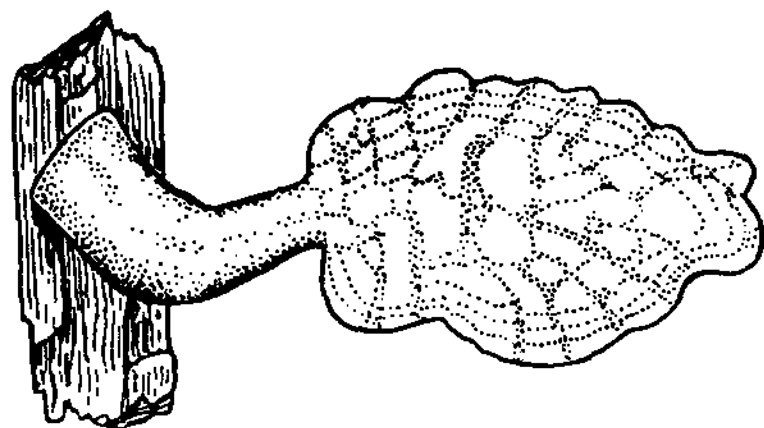


Рис. 190. *Ganoderma lucidum*. Плодовое тело

* До недавнего времени этот вид был известен исключительно под научным названием *G. applanatum*.

белую, неактивную гниль. Лакированный трутовик обладает ценными целебными свойствами; в Китае он использовался в медицине уже много столетий назад.

Порядок телефоровые — Thelephorales

К этому порядку относится одно семейство — телефоровые (Thelephoraceae). Плодовые тела самого разнообразного строения. Они могут состоять из шляпки и ножки, плавно переходящих друг в друга. Встречаются и розетковидно-лопастные, изредка корковидные. Гименофор в виде трубочек, шипов, бородавок или гладкий. Споры бурые. Для всех представителей семейства характерно присутствие телефоровой кислоты. Грибы этого семейства растут на древесине, растительном опаде и почве во всех природных зонах, где имеются леса.

Сюда относятся ***роды Hydnellum*** и ***Sarcodon***, характеризующиеся дифференциацией плодового тела на ножку и шляпку с шиповатым гименофором. Различаются они тем, что у видов первого рода ткань более жесткая, а дифференциация на шляпку и ножку менее четкая. Эти роды входят в сборную группу «ежовиковых грибов», отличающуюся шиповатым гименофором. Раньше эту группу трактовали как определенный таксон (род *Hydnum*, позднее семейство Hydnaceae). Ныне установлено, что группа неоднородная, а шиповатый гименофор возникал независимо в разных эволюционных линиях афиллофороидных гимевомицетов.

У видов ***рода Thelephora*** плодовые тела кожистые, более или менее веерoвидные или розетковидные до раковиновидных, коралловидные или воронкообразные. Гимений без цистид и других стерильных элементов. Вид *T. terrestris* обычен в сухих сосновых лесах; плодовые тела распростертые или раковиновидные, с бугорчатым гименофором (рис. 191). Гриб иногда обволакивает гифами сеянцы сосны и, оказывая на них механическое давление, препятствует их росту и вызывает гибель. К телефоровым относится основная часть микобионтов базидиомицетных лишайников.

Достаточно простым строением слоевища характеризуется ***Odontia bicolor***. Слоевище имеет вид тонкой белой или желтой корочки, внутри которой между гифами гриба разбросаны клетки водоросли.

В тропиках самый распространенный вид афиллофороидных лишайников — (***Cora pavonia***) (рис. 192). Он растет в виде довольно больших (до 10 см в диаметре) светло-серых пластинок с гимениальным слоем на нижней стороне. В центре слоевища расположен слой водорослей. Иногда он может отсутствовать, и тогда этот вид живет как нелихенизированный гриб.

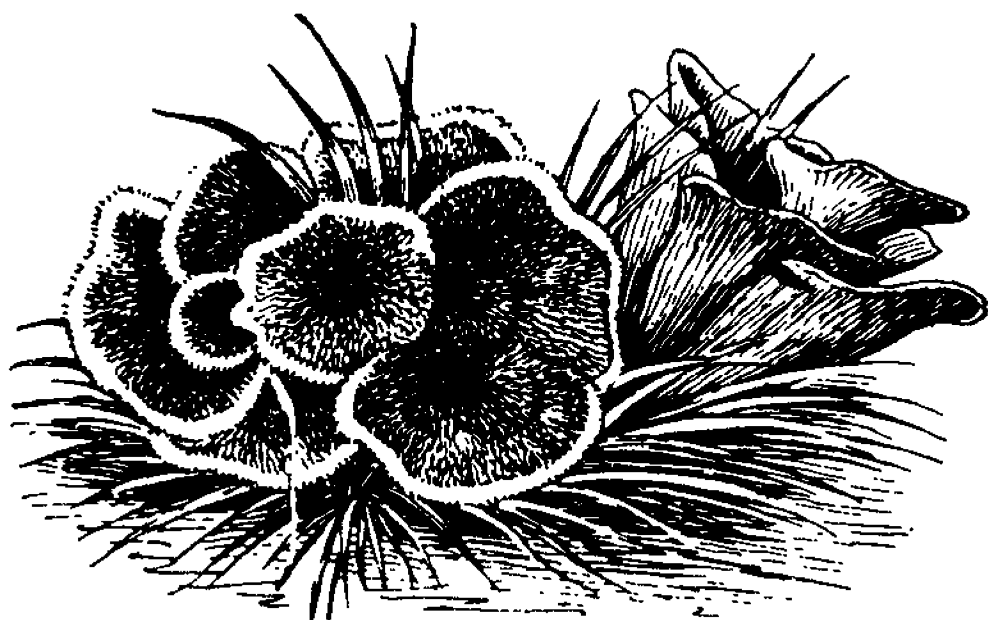


Рис. 191. *Thelephora terrestris*. Плодовое тело

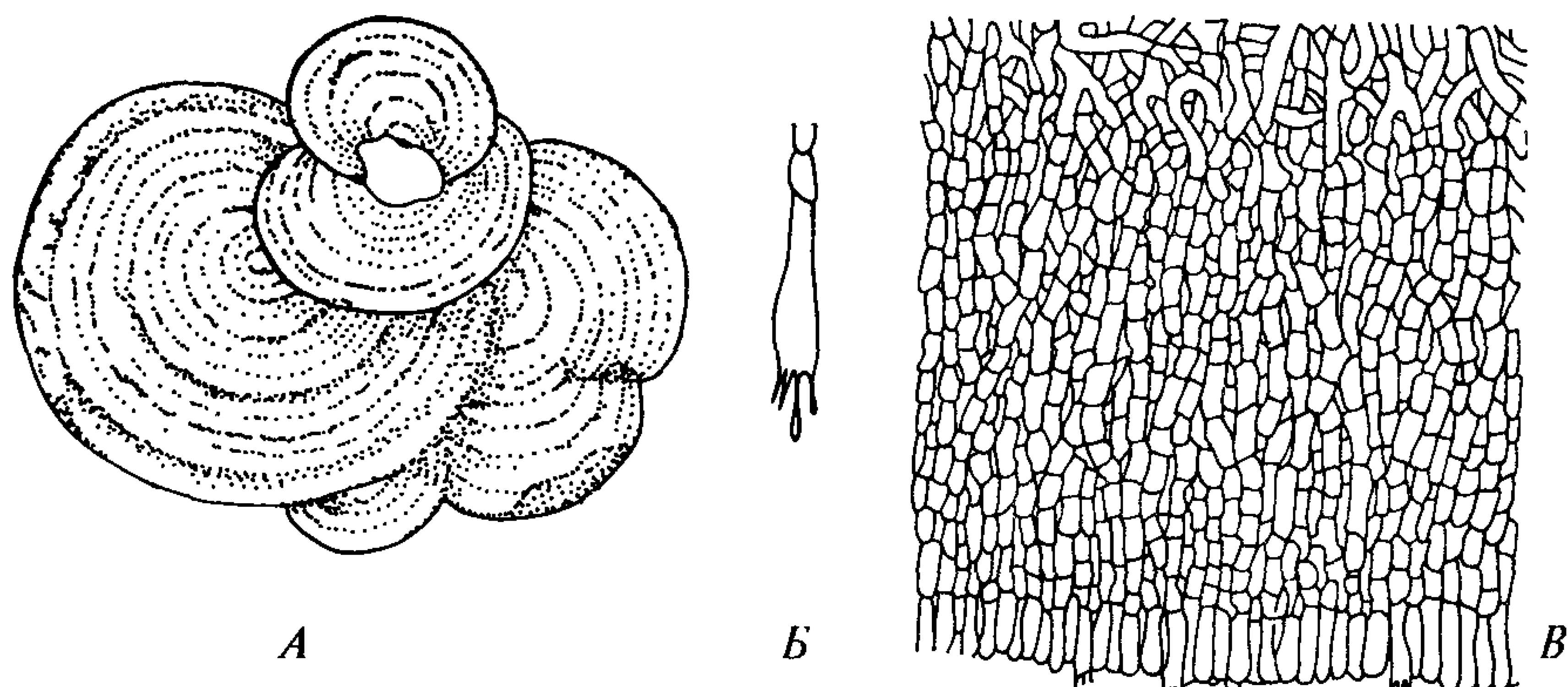


Рис. 192. *Cora pavonia*:
А — слоевище; *Б* — базидия с базидиоспорами; *В* — продольный разрез гимениального слоя

Порядок полипоровые — Polyporales

Плодовые тела и гименофор самые различные. Отличительная особенность порядка — двухфазный рост.

В экспериментальных исследованиях, особенно в генетических, широко используется ***щелелистник обыкновенный* (*Schizophyllum commune*)**, обитающий преимущественно как сапротроф на валежной древесине, чаще на мелких валежных ветках. Плодовые тела его, мелкие шляпки, располагаются группами в форме черепицы. Гименофор складчатый. Складки его, характерно дихотомически разветвляющиеся, напоминают пластинки агарикоидных базидиомицетов (рис. 193, *А*). Сравнительно недавно выяснилось, что гриб этот может вызывать заболевания человека.

Род Piptoporus отличается однолетними плодовыми телами с тонкой кожицей и очень рыхлой тканью. К нему относится березовая губка (*P. betulinus*) — вид, обитающий только на березе и только как сапротроф. В отличие от настоящего трутовика, развивающегося преимущественно на крупномерной древесине, т.е. на толстых стволах, березовая губка развивается на более тонких

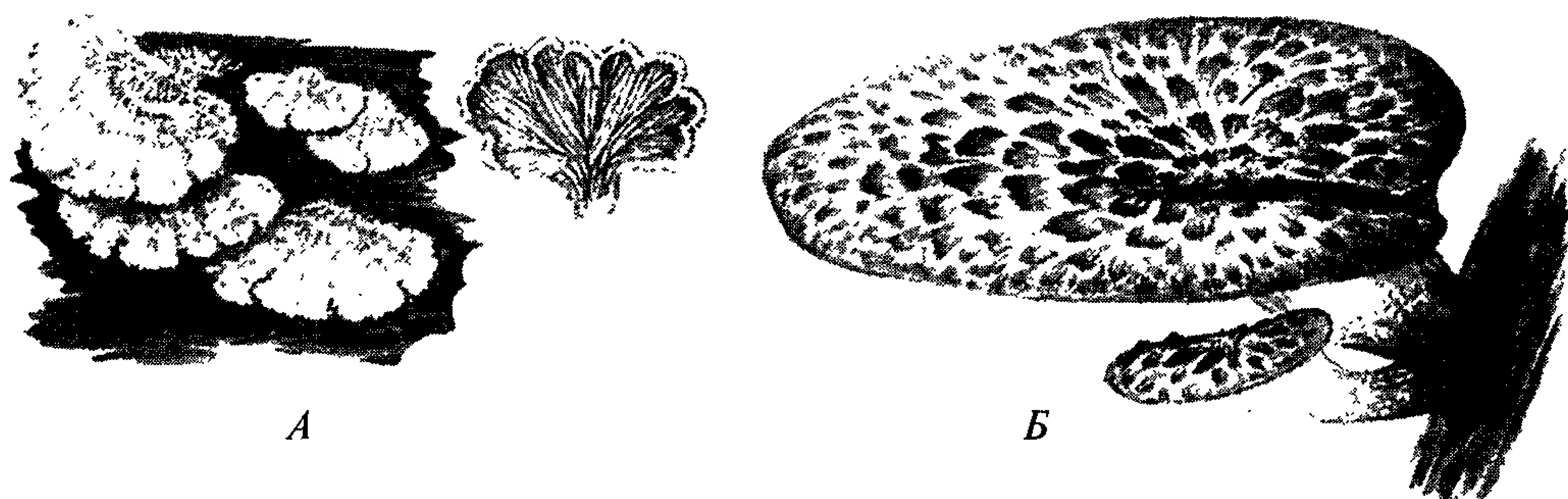


Рис. 193. Порядок Polyporales. Плодовые тела:
А — *Schizophyllum commune*; *Б* — *Polyporus squamosus*

стволах и сучьях. Плодовое тело прикрепляется к субстрату только незначительной своей частью, которую можно рассматривать как зачаточную ножку.

Виды ***рода Polyporus*** имеют выраженную ножку. Чаще она центральная, но может быть боковая или эксцентрическая. Плодовые тела чешуйчатого трутовика (*P. squamosus*), иногда бывающие довольно крупными, съедобны (рис. 193, *Б*). Производились попытки их культивирования.

Агарикоидные гименомицеты

Агарикоидные гименомицеты обычно имеют мягкие, однолетние, сравнительно быстро загнивающие плодовые тела, четко дифференцированные на шляпку и центральную ножку. Реже консистенция плодовых тел хрящеватая или кожистая, а еще реже плодовые тела с возрастом не загнивают, а ссыхаются. Изредка встречаются сидячие плодовые тела, без выраженной ножки. Пластинчатый гименофор всегда расположен на нижней стороне шляпки, только у одного семейства болетовые (Boletaceae) гименофор трубчатый.

Центральная, стерильная часть пластинки — трама — может быть четырех типов (рис. 194):

1) *неправильная* трама состоит из переплетающихся гиф неправильной формы; гифы слоя, лежащего под гимением (субгимения), сильно разветвлены (рис. 194, *А*);

2) *правильная* трама состоит из гиф с цилиндрическими клетками, идущих более или менее параллельно длине пластинок; иногда гифы переплетаются, сохраняя это направление (рис. 194, *Б*);

3) *билатеральная* трама имеет узкую центральную часть — слой параллельных гиф, от которого гифы расходятся в двух противоположных направлениях к краям пластинки (рис. 194, *Г*);

4) *инвертная* (перевернутая) трама сходна по строению с билатеральной, но гифы боковых слоев как бы перевернуты и направлены к центру пластинки (рис. 194, *В*).

Пластинки могут быть свободными (не прикрепляющимися к ножке), а также прикрепленными к ножке всем краем или зубцом либо нисходящими по ножке (рис. 195).

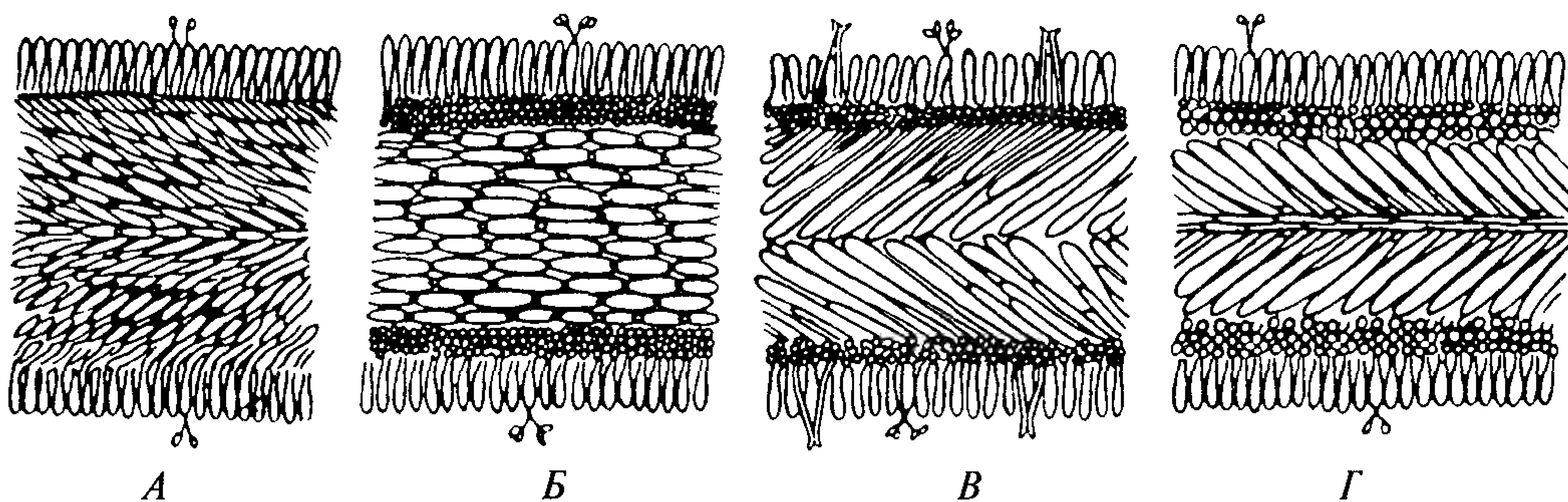


Рис. 194. Типы трамы пластинчатого гименофора:
А — неправильная; *Б* — правильная; *В* — инвертная, или перевернутая; *Г* — билатеральная

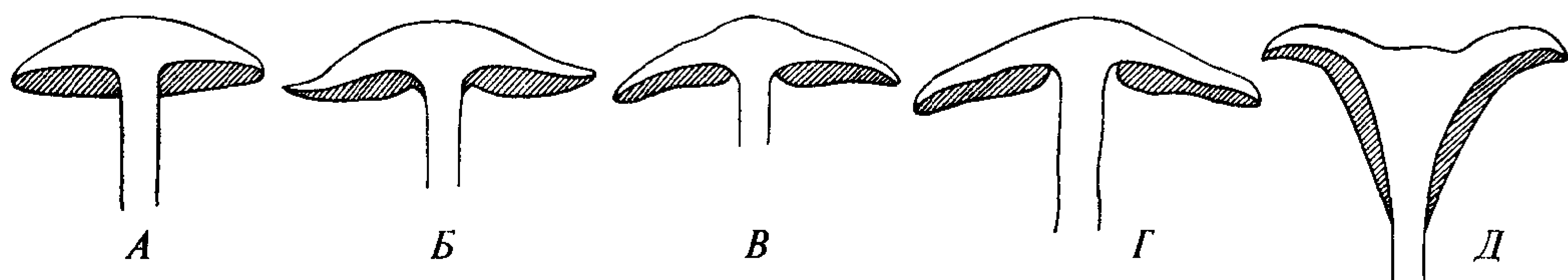


Рис. 195. Типы прикрепления пластинок у агарикоидных гименомицетов:

А — прикрепление к ножке всем краем; *Б* — прикрепление зубцом; *В*, *Г* — свободные пластинки; *Д* — пластинки, нисходящие по ножке

У некоторых агарикоидных гименомицетов, например у видов ***рода сыроежка*** (***Russula***), пластинчатый гименофор закладывается открыто — это гимнокарпные плодовые тела. У большинства же представителей этой группы плодовые тела гемиангиокарпные, т.е. сначала прикрыты специальным сплетением гиф — *покрывалом*. Есть два типа покрывала: *общее* и *частное*. Общее покрывало одевает все плодовое тело вместе с ножкой и шляпкой. Плодовое тело, одетое общим покрывалом, сначала имеет вид беловатого или сероватого яйца или шара (рис. 196, *А*, *Г*). По мере роста плодового тела, при котором ножка растет вверх, а шляпка растет вширь и становится более плоской, общее покрывало разрывается и остается у основания ножки в виде влагалища

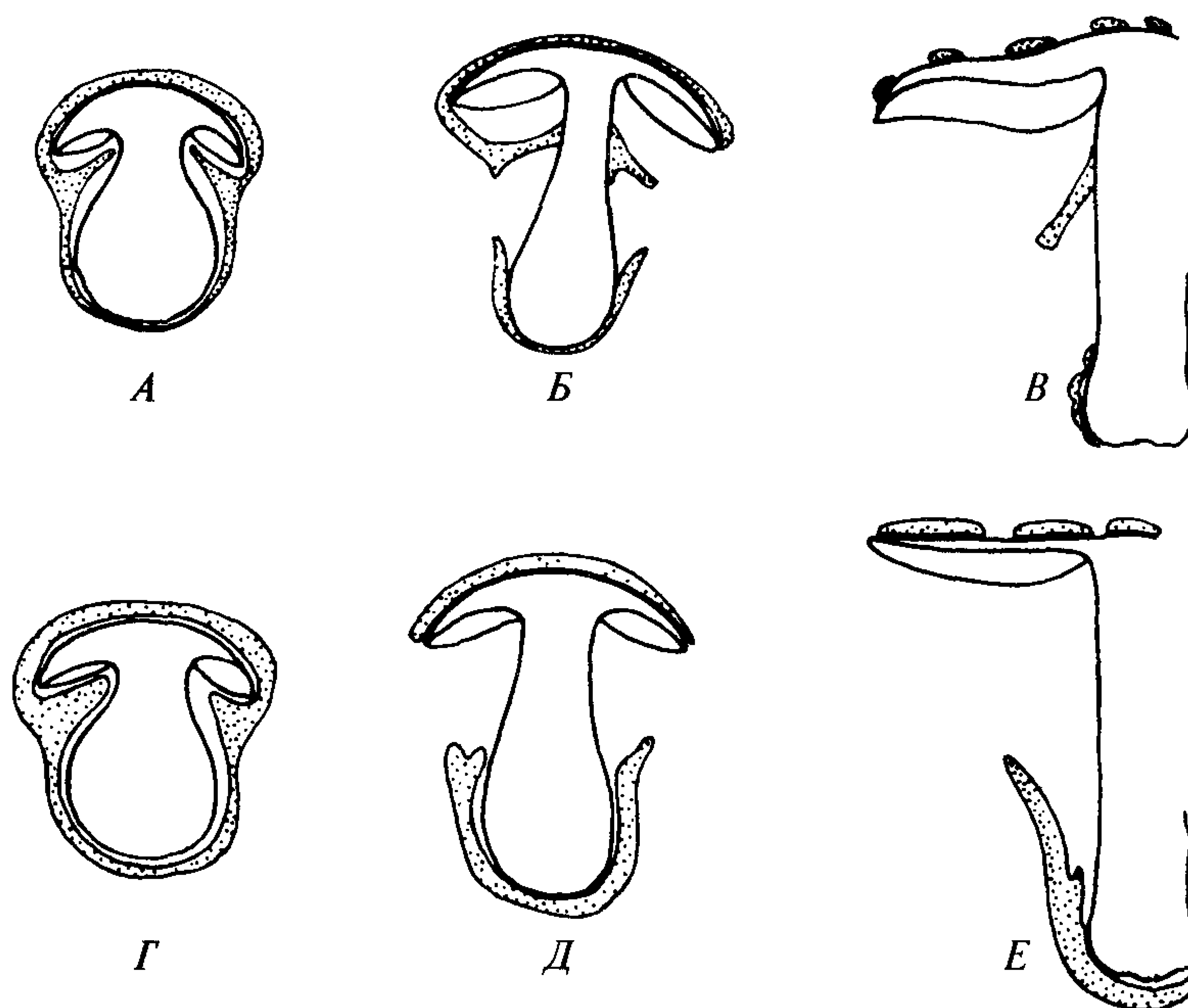


Рис. 196. Гемиангиокарпное развитие плодовых тел:

Amanita muscaria: *А* — срез молодого плодового тела, заключенного в покрывало; *Б* — развивающееся плодовое тело (общее покрывало осталось у основания ножки в виде бокальчика и лоскутами на шляпке); *В* — зрелое плодовое тело с кольцом на ножке. *Amanitopsis vaginata*: *Г* — срез молодого плодового тела, заключенного в покрывало; *Д* — срез недозрелого плодового тела (общее покрывало разорвано); *Е* — зрелое плодовое тело с влагалищем на ножке

(вольвы), а на поверхности шляпки — в виде хлопьевидных чешуек (рис. 196, *Б—В*, *Д—Е*). Влагалище может быть свободным или приросшим к ножке. В последнем случае оно имеет вид узкой, легко отламывающейся оторочки или концентрических валиков, чешуек или бородавок на основании ножки. Общее покрывало характерно для ***рода мухомор*** (***Amanita***). У мухомора красного (*A. muscaria*) на поверхности шляпки хорошо заметны белые чешуйки, а у вздутого основания — влагалище с приросшим к ножке краем (рис. 196, *B*).

Частное покрывало у молодого плодового тела соединяет края шляпки с ножкой, прикрывая только что формирующийся гименофор с гимением. При созревании края шляпки развертываются, а частное покрывало разрывается и остается в виде кольца на ножке, у некоторых видов — как бахрома по краю шляпки. У видов ***рода паутинник*** (***Cortinarius***) покрывало тонкое, паутинистое, поэтому кольцо быстро исчезает. Частное покрывало с хорошо сохраняющимся кольцом на ножке характерно для ***родов шампиньон*** (***Agaricus***), ***гриб-зонтик*** (***Macrolepiota***). Плодовые тела агарикоидных гименомицетов могут иметь только частное покрывало (род *Agaricus*), только общее покрывало (род поплавок — *Amanitopsis*) и одновременно общее и частное покрывала (род *Amanita*).

Агарикоидные гименомицеты — сапротрофы на почве, растительном опаде, реже на древесине. Очень многие из них — микоризообразователи, особенно с древесными породами. Немногие из них — паразиты.

Подавляющее большинство «грибов» в обиходном понимании — это как раз агарикоидные гименомицеты. Многие агарикоидные гименомицеты — широко известные съедобные грибы. Относится сюда и ряд ядовитых, в том числе смертельно ядовитых, видов.

В разных системах агарикоидные гименомицеты разделяются на разное число порядков. Будем придерживаться довольно популярного подразделения на три порядка: Boletales, Russulales и Agaricales.

Порядок болетовые — Boletales

Плодовые тела мясистые, почти всегда состоят из шляпки и ножки. Гифы часто бывают без пряжек. Гименофор трубчатый или пластинчатый, иногда между этими типами встречаются переходы. Почти всегда гименофор легко отделяется от мякоти шляпки. Важная отличительная особенность порядка — наличие в гифах разных производных пульвиновой кислоты.

Представители порядка — преимущественно микоризообразователи, реже сапротрофы и совсем редко паразиты.

Порядок объединяет четыре семейства, довольно четко различающиеся между собой.

Семейство кониофоровых (Coniophoraceae). Плодовые тела у этих примитивных болетовых распростертые, от корковидных до кожистых и даже мягкомясистых, в виде темно-коричневых или буро-ржавых лепешек. Гименофор гладкий, складчатый, до почти трубчатого. Споровый порошок ржаво-бурый. Часто образуются мицелиальные тяжи, идущие по поверхности древесины и внутри нее.

Некоторые виды — широко известные домовые грибы, крайне активно разрушающие древесину в постройках.

Относящиеся сюда ***роды Coniophora*** и ***Serpula*** различаются строением гименофора. У видов первого рода гименофор гладкий, бугорчатый, волнистый или складчатый, у видов второго рода — сетчато-складчатый или сетчато-пористый.

Настоящий домовый гриб (*Serpula lacrymans*) — сапротроф, потребляющий целлюлозу клеток деревянных конструкций различных сооружений. Мицелий в виде шнуров и пленок быстро распространяется в древесине и на ее поверхности.

Отнесение этого семейства к Boletales в значительной мере было сделано на основе данных молекулярной систематики.

Семейство болетовые (Boletaceae). Гименофор трубчатый, легко отделяющийся от мякоти плодового тела. Споровый порошок обычно светлый, реже бурый. Споры гладкие, без пор. Подавляющее большинство видов — микоризообразователи, вступающие в облигатный для них симбиоз с различными видами деревьев. Исключительно обитатели лесов.

Род Boletus характеризуется войлочной или тонко-сетчатой ножкой, чаще всего от более или менее булавовидной до сильно расширенной. Споровый порошок сначала беловатый, позже оливковый, так что трубочки с возрастом меняют цвет от желтоватых до оливковых.

Наиболее распространенный и широко известный представитель этого рода — белый гриб (*B. edulis*), весьма популярный во многих странах, в том числе и в России, как вкусный съедобный гриб (рис. 197, *А*). В то же время в Швейцарии его не едят. Возможно, это связано с тем, что в сочетании со спиртными напитками он иногда вызывает легкое отравление.

Вид *B. edulis* отличается большим внутривидовым разнообразием. У него установлено наличие многих форм, отличающихся друг от друга окраской

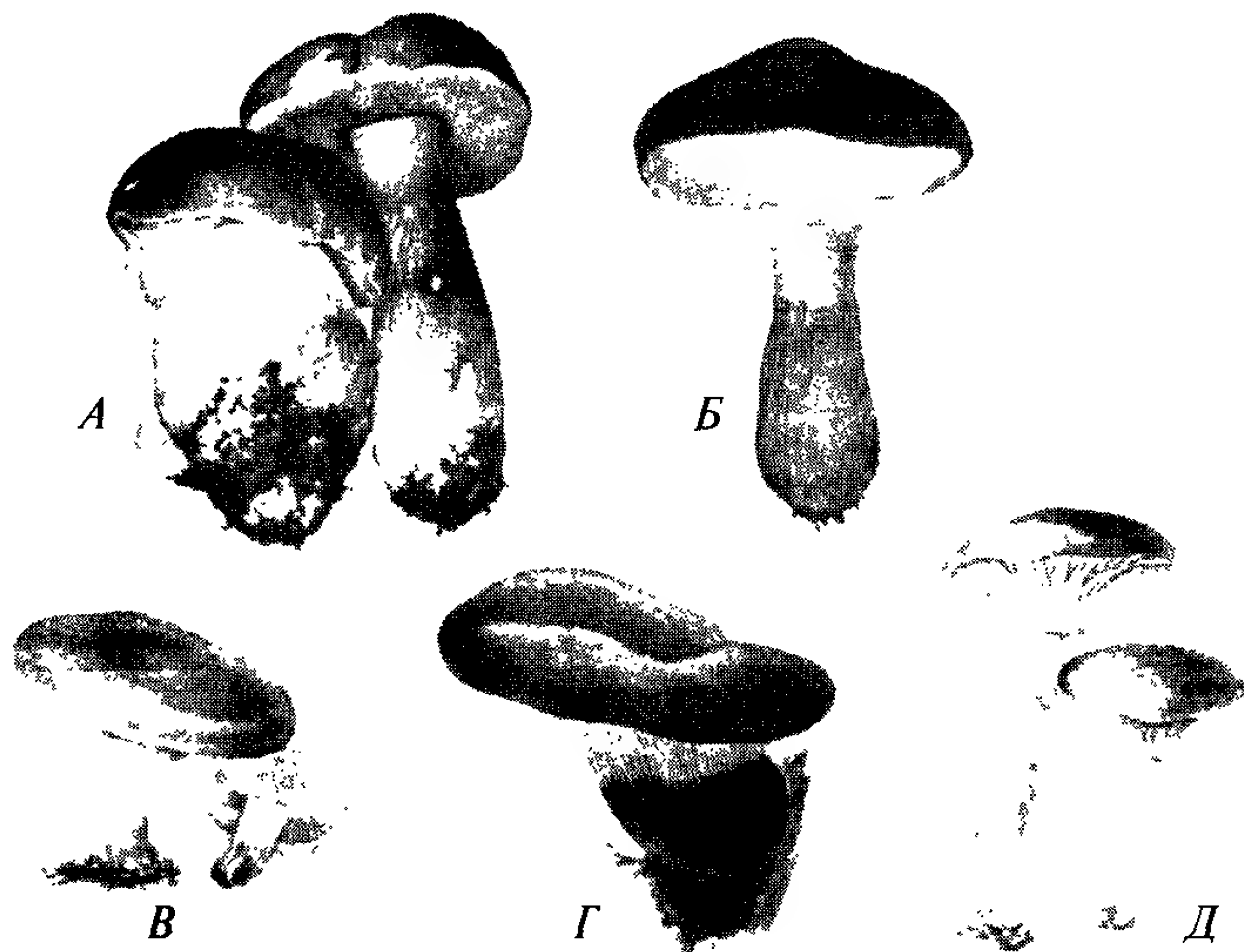


Рис. 197. Порядок Boletales. Плодовые тела:

А — Boletus edulis; *Б — Suillus grevillei*; *В — Paxillus involutus*; *Г — P. atromentosus*; *Д — Gomphidius glutinosus*

шляпки, наличием или отсутствием сеточки на ножке, приуроченностью к той или иной древесной породе и т.д. Наиболее распространены формы: еловая (типовая) — с буровато-коричневой шляпкой; дубовая — с сероватым оттенком шляпки; сосновая (боровая) — с буровато-вишневой или даже красноватой шляпкой; березовая — со светлой, от почти белой до охристо-желтой, шляпкой и т.д.

У видов ***рода обабок*** (***Leccinum***) гименофор, как и у предыдущего, сначала беловатый, а потом темнеющий, но ножка у него более тонкая, чем у болетов, цилиндрическая или постепенно утолщающаяся книзу, с темными чешуйками (как бы заусеницами), чаще всего более темными, чем собственно поверхность ножки. У зрелых плодовых тел гименофор в центре имеет углубление, где ножка соединяется со шляпкой. Это очень распространенные съедобные грибы, обычно 2-й категории. Наиболее известны березовик (подберезовик) обыкновенный (*L. scabrum*) и осиновик (подосиновик) красный (*L. aurantiacum*).

У видов ***рода моховик*** (***Xerocomus***) поверхность шляпки сухая, не слизистая, каштаново-бурых тонов. Гименофор с самого начала окрашен: сначала он желтый, затем зеленовато-желтый или карминно-красный. Трубочки довольно крупные, угловатые. Ножка сравнительно тонкая. Все виды рода съедобны, но обычно имеют малую пищевую ценность (3-я категория).

Гименофор у видов ***рода масленок*** (***Suillus***), так же как и у предыдущего рода, с самого начала окрашен, но поверхность шляпки обычно слизистая, клейкая (отсюда русское название). Кожица легко отделяется от мякоти шляпки. Ножка обычно более или менее тонкая, может быть с кольцом. Маслята — облигатные микоризообразователи с хвойными породами: например, масленок обыкновенный, или желтый (*S. luteus*) — с двуиглыми соснами, масленок лиственничный (*S. grevillei*) — с лиственницами (рис. 197, *Б*). Многие маслята — довольно хорошие съедобные грибы.

Семейство свинушковые (Paxillaceae). Гименофор пластинчатый. Пластинки нисходящие, многократно разветвленные и соединенные между собой многочисленными анастомозами. Это сближает данное семейство с предыдущим. Споровый порошок от белого до охряного. Споры гладкие, без проростковых пор.

Наиболее распространены и известны представители типового ***рода свинушка*** (***Paxillus***): свинушка тонкая (*P. involutus*) (рис. 197, *В*) и свинушка толстая (*P. atrotomentosus*) (рис. 197, *Г*).

В России эти виды издревле считались съедобными, хотя и довольно низкого качества (4-я категория), однако в Западной Европе они давно считаются ядовитыми. Действительно, отмечалось, что некоторые люди не переносят свинушку тонкую, особенно при употреблении в свежем виде. Есть сведения, что свинушки в большей степени, чем многие другие виды, накапливают в плодовых телах отравляющие вещества из окружающей среды и быстрее разлагаются, накапливая вещества, сходные с трупными ядами. К тому же свинушки содержат вещества, обладающие гемолитическим (разрушающим эритроциты крови) действием. Особенно много случаев отравления этим грибом отмечено в Польше: так, в Познаньском воеводстве в 1960-е гг. треть всех зарегистрированных отравлений грибами приходилась именно на свинушки. Подобные наблюдения имеются и в других странах.

Семейство мокруховые (Gomphidiaceae). Плодовые тела мясистые, крупные или средней величины. Слизистое или паутинистое частное покрывало оставляет на ножке слизистое кольцо. Гименофор пластинчатый. Пластинки приросшие, толстые, тупые, восковидной консистенции, редкие, вильчато разветвленные. Споры от темно-бурых до черных, гладкие.

Все виды семейства — микоризообразователи с хвойными деревьями из семейства сосновые (Pinaceae). Поэтому границы ареалов семейств Gomphidiaceae и Pinaceae довольно близки.

Мокруха еловая (*Gomphidius glutinosus*) широко встречается в хвойных лесах в августе—сентябре (рис. 197, *Д*). Гриб съедобен, но его обычно не берут из-за сильно слизистой поверхности плодового тела.

Порядок сыроежковые — Russulales

Плодовые тела четко разделены на центральную ножку и шляпку. Покрывало обычно отсутствует. Гименофор пластинчатый с неправильной трамой. Мякоть содержит группы округло-пузыревидных клеток — сфероцист, из-за чего она обычно ломкая. У некоторых видов имеются проводящие («сосудистые») гифы с млечным соком. Форма спор от округлой до эллипсоидной. Споры белые, кремовые, охристые, часто бывают с бородавчатым, ребристым или сетчатым орнаментом* (рис. 198). К этому порядку относятся обитатели лесов, большинство которых (а возможно, все) — микоризообразователи. На древесине они не встречаются.

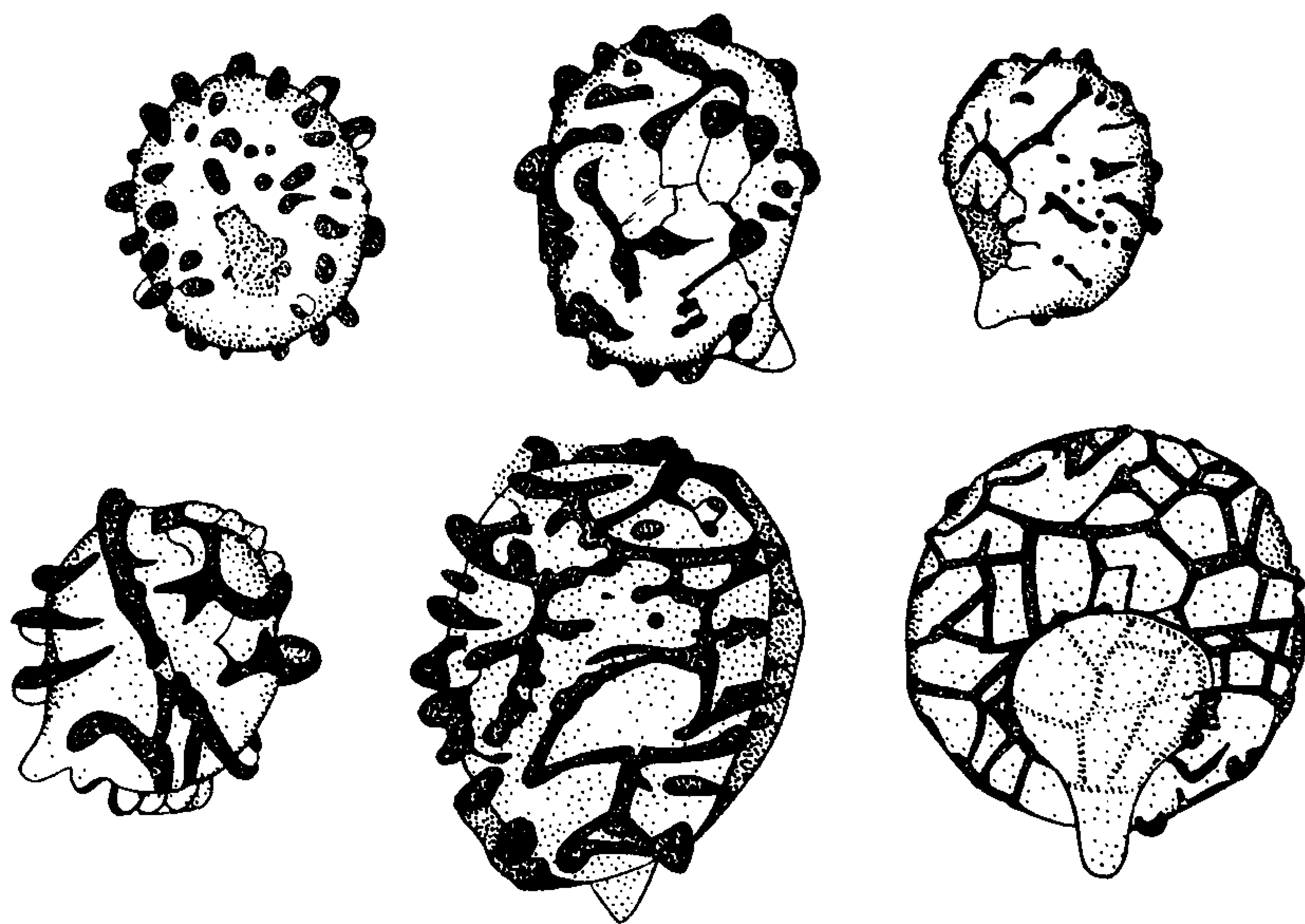


Рис. 198. Порядок Russulales. Споры с орнаментированной оболочкой

* Из-за рельефной орнаментации спор этот порядок предлагали называть Asterosporales («звездчато-споровые»).

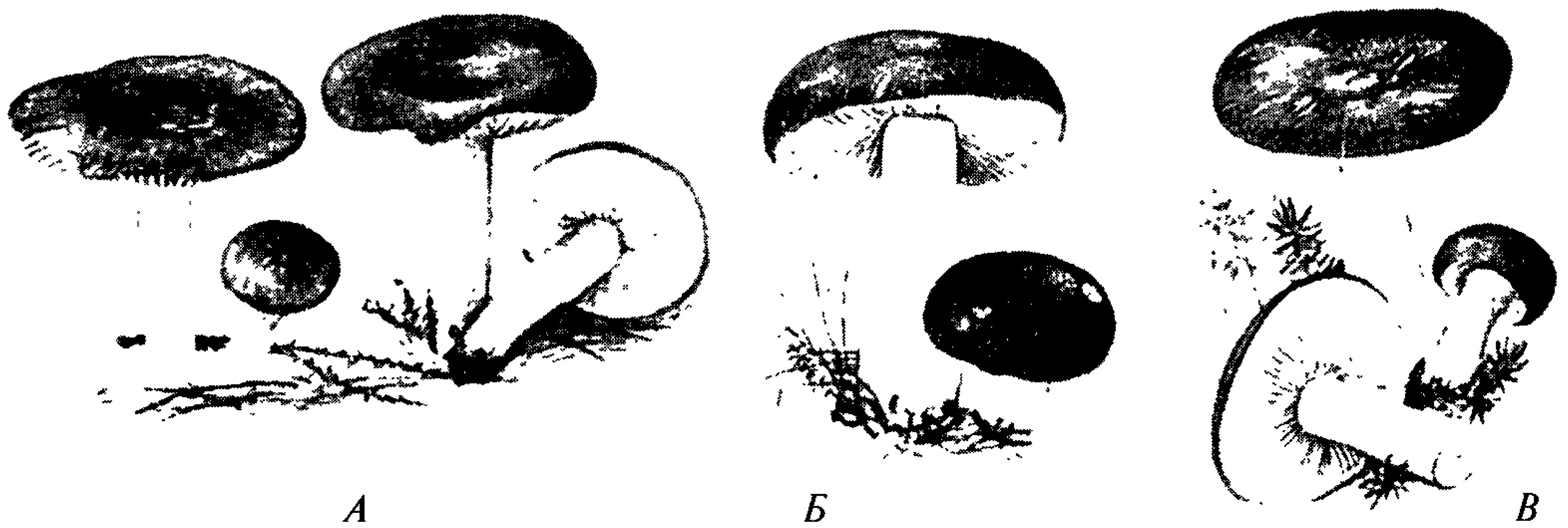


Рис. 199. Плодовые тела разных видов рода *Russula*:
А — R. fragilis; *Б — R. integra*; *В — R. paludosa*

Порядок включает всего одно семейство с двумя родами (правда, достаточно богатыми видами) — груздь, или млечник (*Lactarius*), и сыроежка (*Russula*).

***Род млечник* (*Lactarius*)** характеризуется тем, что при надламывании плодовых тел выделяется млечный сок различного цвета. Иногда при соприкосновении с воздухом цвет млечного сока меняется. Пластинки приросшие, немного нисходящие, при созревании почти свободные.

В хвойных лесах растут рыжик (*L. deliciosus*), волнушка (*L. torminosus*), груздь настоящий (*L. resimus*) и др.

Рыжик — съедобный гриб 1-й категории. Используется свежий, соленый, маринованный.

***Род сыроежка* (*Russula*)** отличается от предыдущего отсутствием млечного сока (рис. 199). Пластинки обычно частые, у некоторых видов неодинаковой длины. Для сыроежек характерно сильное ветвление пластинок, особенно у ножки. Цвет спорового порошка в зависимости от вида может быть от чисто-белого до интенсивно-желтого. Видов сыроежек очень много (свыше 150), причем они весьма трудно различаются между собой. Для точного определения обычно необходимо привлечение микроскопических признаков и химических реакций. Сыроежки встречаются в самых разных местах. Большинство их — съедобные грибы, но низкого качества (3-й и 4-й категорий). Некоторые сыроежки имеют едкий вкус.

Ряд микологов относит к этому порядку также роды, отличающиеся замкнутыми плодовыми телами (формальные «гастеромицеты»).

Порядок агариковые — Agaricales

К порядку агариковые относится подавляющее большинство агарикоидных гименомицетов. Соответственно к ним в значительной мере применимо все, что говорилось об этой группе в целом, если не считать легко отделяющегося гименофора (особенность порядка Boletales), трубчатого гименофора (особенность семейства Boletaceae) и наличия сфероцист (особенность порядка Russulales).

Плодовые тела, всегда однолетние, обычно мягкие и быстро загнивающие (только у видов рода негниючник — *Marasmius* они ссыхающиеся, а у видов рода навозник — *Coprinus* они оплывающие), четко дифференцированные на шляпку и ножку, обычно центральную. Гименофор пластинчатый. Споровый порошок самой разной окраски.

Agaricales — главным образом почвенные и подстилочные сапротрофы, реже микоризообразователи; есть дереворазрушители.

К этому порядку относится подавляющее большинство съедобных и ядовитых грибов. Некоторые съедобные грибы широко культивируются.

***Род вешенка* (*Pleurotus*)** отличается плодовыми телами без ножки или с зачаточной ножкой, с пластинками, отходящими от места прикрепления к субстрату. Виды этого рода — ксилотрофы, поселяющиеся как на мертвой, так и на живой древесине и обычно образующие плодовые тела группами (рис. 200, *А*). Некоторые виды рода широко культивируются в разных странах, в том числе в России, причем их относят к числу самых перспективных для культивирования в личных хозяйствах (например, на дачах).

Интересно, что вешенка устричная (*P. ostreatus*) — один из наиболее популярных культивируемых видов — обладает способностью к хищничеству. Воздушные гифы этого гриба выделяют капельки с веществом, парализующим нематод, которые с ними соприкоснутся. После этого в тело нематоды проникают гифы, убивающие жертву и служащие для питания ее содержимым. Гриб может питаться и за счет бактерий: в условиях голодания его гифы привлекаются колониями бактерий из родов *Pseudomonas* и *Agrobacterium*. Достигнув этих колоний, гифы ветвятся, образуя скопления наподобие кораллов, которые, по-видимому, поглощают питательные вещества из лизируемых бактериальных клеток.

***Гриб сиитаке* (*шиитаке*) (*Lentinula edodes*, *или Lentinus edodes*)** культивируется на древесине лиственных пород в странах Юго-Восточной Азии, особенно в Японии, уже больше 2000 лет. В настоящее время его стали культивировать в промышленном масштабе и в европейских странах; культивируют его и в России.

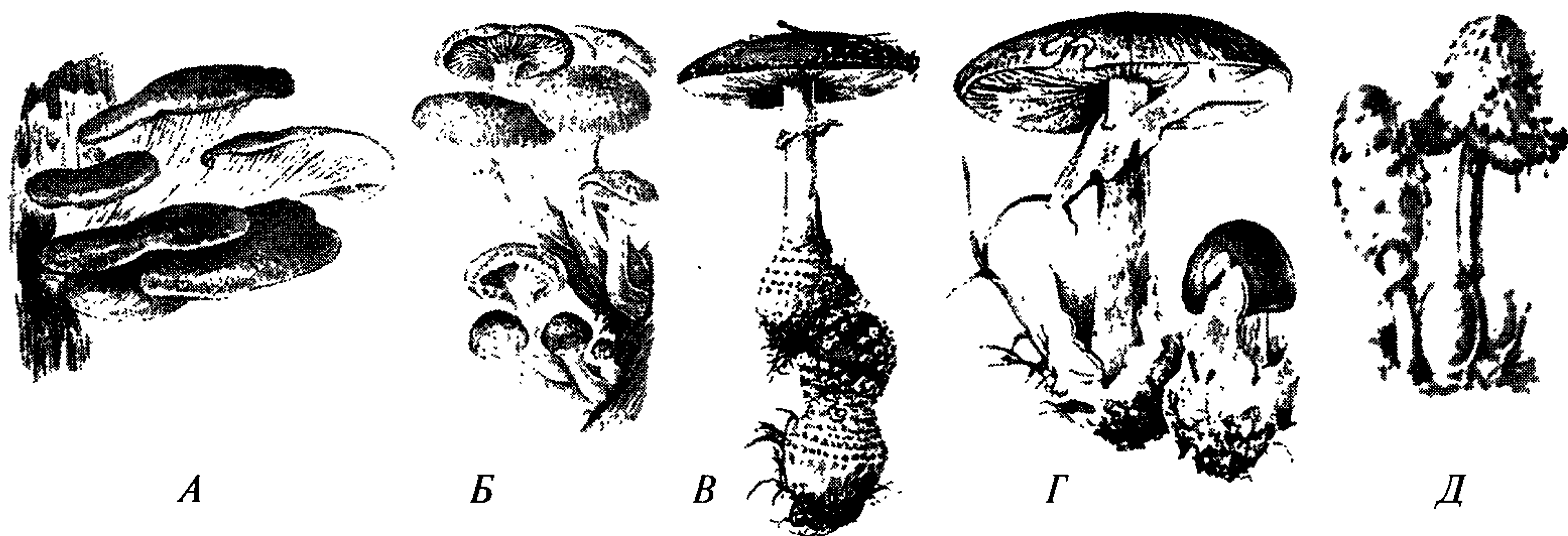


Рис. 200. Порядок Agaricales. Плодовые тела:
А — *Pleurotus ostreatus*; *Б* — *Armillaria mellea*; *В* — *Amanita muscaria*; *Г* — *A. phalloides*; *Д* — *Coprinus comatus*

Виды **рода *Termitomyces*** интересны тем, что живут в ассоциации с термитами.

Виды **рода негниючник (*Marasmius*)**, как уже упоминалось, отличаются тем, что их плодовые тела не сгнивают, а ссыхаются. Будучи увлажненными, они могут восстанавливать прежнюю форму.

Достаточно распространен луговой опенок (*M. oreades*). Он растет на открытых местах — не только на лугах (о чем говорит русское название), но и на лесных полянах, по опушкам леса, по оврагам и канавам и т.д., часто образуя характерные «ведьмины кольца». Плодовые тела чесночника (*M. scorodonius*), обладающие сильным чесночным запахом, могут использоваться как приправа к пище вместо чеснока.

Виды **рода опенок*** **(*Armillaria*)** — дереворазрушители, образующие плодовые тела группами (*сростками*). Ножка имеет хорошо выраженное кольцо (родовое название происходит от лат. armilla — браслет). Для вегетативных гиф этого рода характерна истинная диплоидность на протяжении всего жизненного цикла или части его, а не наличие дикарионов, как у большинства других базидиомицетов. Гриб имеет мощные ризоморфы, пожалуй, наиболее хорошо развитые.

Многие виды этого рода долгое время трактовались как один вид — опенок осенний (*A. mellea*) (см. рис. 200, *Б*). Такую трактовку нередко можно встретить и до сих пор. Считалось, что это широко распространенный вид, развивающийся как сапротроф или как паразит (причем, достаточно активный) более чем на 200 видах растений. Однако было показано, что здесь мы имеем дело не с одним видом, а с «видами-двойниками», очень сходными морфологически, но четко различающимися генетически. Таких видов сейчас известно около 30.

Интересно, что некоторые виды рода *Armillaria* являются не только дереворазрушителями, но и одновременно образуют микоризу с орхидными и некоторыми другими цветковыми растениями.

***Род фламмулина* (*Flammulina*)** отличается округло-выпуклой слизистой шляпкой, приросшими пластинками и плотной ножкой. К нему относится зимний гриб, или зимний опенок (*F. velutipes*).Он растет большими группами (сростками, как и осенний опенок) на сухих и валежных стволах деревьев; может поселяться и на живых деревьях, приводя к их гибели. Гриб отличается темной — от темно-коричневой до почти черной — окраской нижней части бархатистой ножки. Интересно время развития его плодовых тел: они появляются поздней осенью (обычно не раньше конца октября) и могут развиваться до начала сильных морозов. Иногда появляются и ранней весной. В теплые зимы встречались даже в феврале.

Гриб культивируется. Разведение его в личных хозяйствах может быть опасно для растущих поблизости живых деревьев, на которые зимний гриб может перейти.

---

* Следует отметить одну постоянно допускаемую в обиходной речи и литературе грамматическую ошибку. В слове «опенок» корень «пен» (от слова «пень»). Поэтому во множественном числе будет «опенки», а не «опята» (в отличие от слов с суффиксом «ен»: масленок — маслята).

***Род удемансиелла* (*Oudemansiella*)** интересен тем, что ножка у плодовых тел обычно продолжается в глубь почвы наподобие хорошо развитого стержневого корня, почему ее называют «псевдориза» («ложный корень»).

У видов ***рода плютей* (*Pluteus*)**, растущих на пнях, гнилых деревьях и лесном перегное, шляпка буровато-серая, колокольчатая, потом плоско-выпуклая, с гладкой шелковисто-волнистой кожицей. Пластинки розоватые, свободные. Широко распространен съедобный плютей олений (*P. atricapillus*), растущий в лесах на гниющих пнях и валежнике, а также на грудах опилок. Плодовые тела его сравнительно крупные (диаметр шляпки 4—10 см; в районе Звенигорода на опилках были найдены плодовые тела диаметром до 24 см). Шляпка серовато-коричневая, ножка длинная и тонкая. В гимении имеется много крупных цистид, почему *P. atricapillus* служит хорошим объектом для знакомства с этими структурами.

Виды ***рода Volvariella*** имеют плодовые тела, первоначально заключенные в общую оболочку — вольву (откуда родовое название). После ее разрыва в основании ножки остается мешковидное влагалище, а на шляпке — быстро исчезающие хлопья. Отсутствие кольца на ножке, а также розовый цвет спор позволяют отличать эти грибы от видов рода *Amanita*.

V. volvacea широко культивируется на рисовой соломе в странах Юго-Восточной Азии. В настоящее время все больше выращивается и в Европе.

***Род мухомор* (*Amanita*)** характеризуется тем, что молодое плодовое тело заключено в общее покрывало, которое затем разрывается, оставляя в основании ножки мешковидное влагалище, а на поверхности шляпки различного размера и формы белые хлопья. Шляпка может быть белая, зеленоватая, оливковая, сероватая, серо-фиолетовая, красно-буроватая, красная. Гименофор закрыт дополнительным покрывалом — частным покрывалом, от которого при увеличении размеров плодового тела остается пленчатое кольцо в верхней части ножки. Пластинки приросшие, свободные или нисходящие, белые или с желтоватым оттенком. Основные пластинки чередуются с врастающими между ними укороченными пластинками. Мухоморы образуют микоризу с различными древесными породами. Растут в лесах разного типа, в умеренных широтах, в России — в европейской части, Сибири и на Дальнем Востоке. Широко распространен на всех континентах мухомор красный (*A. muscaria*) с ярко-оранжевой или красной шляпкой, сначала клейкой, позднее блестящей (см. рис. 200, *В*). Содержит холин, алкалоиды мускарин и мусцилин, гидроксиловую кислоту — токсичные вещества, действующие возбуждающе на нервную систему и вызывающие галлюцинации. В России растет повсюду с июля по сентябрь. У народов Крайнего Севера считается «божественным грибом».

Также повсеместно встречается мухомор пантерный (*A. pantherina*) со шляпкой различных оттенков коричневого цвета и клубневидной у основания ножкой. Растет в лесах разного типа с августа по сентябрь. Содержит алкалоид гиосциамин, близкий к атропину. Водный экстракт гриба обладает инсектицидными свойствами (откуда русское название рода). Имеются съедобные виды. Так, в Италии с античных времен высоко ценится цезарский (кесарев) гриб (*A. caesarea*). Мухомор серо-розовый (*A. rubescens*) съедобен, но его легко спутать с ядовитыми видами. К этому же роду относится смертельно ядовитая бледная поганка (*A. phalloides*) (см. рис. 200, *Г*).

К сожалению, значение ядовитых представителей этого рода для человека больше, чем съедобных (кстати, цезарский гриб достаточно редок и не может масштабно заготавливаться, как, например, некоторые болетовые в России). Есть сведения, что 90—95 % всех смертей от отравления грибами (так называемого мицетизма) в Европе происходит из-за одного-единственного вида — бледной поганки.

Восемь видов рода *Amanita* известны как содержащие токсины, опасные для жизни человека. Все эти вещества — циклические полипептиды. Наиболее детально они были изучены у бледной поганки. Их называют аматоксины и фаллотоксины. К настоящему времени известно 9 аматоксинов и 7 фаллотоксинов. Хотя токсины из обеих групп оказывают очень сильное отравляющее действие при внутренней инъекции животным, фаллотоксины не вызывают отравления при попадании в пищеварительную систему — такой способностью обладают только аматоксины. Известно, что фаллоидин специфически связывается с актином и может использоваться для выявления актина в клетке. Один из аматоксинов — α-аманитин — является специфическим ингибитором РНК-полимеразы. Он может служить для изучения действия этого фермента. Естественно, что на РНК-полимеразу самого гриба он не действует.

Различают четыре фазы отравления бледной поганкой. Первая фаза — латентная: отравление бледными поганками (кстати, по многим свидетельствам, обладающими прекрасным вкусом) никак не сказывается. Через 6—12 ч (а иногда даже через сутки) наступает вторая фаза, характеризующаяся сильнейшим поносом, рвотой, болями в животе. На третьей фазе наступает некоторое облегчение. Однако на этой фазе происходит сильное поражение печени и могут быть внутренние кровотечения. На четвертой фазе продолжается поражение печени; пострадавший впадает в кому. Смерть в результате поражения печени и почек может наступить далеко не сразу — известны случаи, когда пострадавшие «протягивали» до 8 дней.

До сих пор единственным реально действенным средством борьбы с отравлением этим грибом служит интенсивное промывание желудка и кишечника. Однако это надо делать как можно быстрее, но во время латентной фазы у пострадавшего вроде бы нет основания для беспокойства.

Разработан тест — так называемый тест Мейснера — на выявление аматоксинов. Часть плодового тела (ножки или шляпки) прижимают к куску грубой бумаги (лучше всего газетной). Бумагу высушивают и капают на нее концентрированной соляной кислотой. Если в течение 5—10 минут появляется синее окрашивание, то вполне можно предполагать присутствие аматоксина.

Некоторые съедобные представители рода *Amanita* практически не употребляются в пищу из-за большого внешнего сходства с ядовитыми видами: так, вполне съедобный мухомор толстый (*A. spissa*) весьма похож на мухомор красный.

У видов ***рода шампиньон*** (***Agaricus***) плодовые тела обычно имеют шляпку от белой до бурой или серовато-бурой окраски, свободные пластинки и кольцо на ножке; вольвы нет. Ножка очень легко отделяется от шляпки. У очень молодых плодовых тел пластинки могут быть светлыми — белыми или розовыми, однако с возрастом они темнеют, и цвет их становится таким же, как у зрелых спор, — шоколадно-коричневым. Виды этого рода — сапротрофы. Насколько известно, микориз они не образуют.

Шампиньон двуспоровый (*A. bisporus*)* — наиболее широко культивируемый во всем мире гриб. Как говорит само название, у него на базидии образуется всего 2 базидиоспоры. После мейоза в базидии несестринские ядра парами расходятся в соответствующие споры, так что каждая из них содержит уже готовый дикарион. Гриб выращивают на специальном субстрате, основу которого составляет конский навоз (в некоторых странах найдены и используются его заменители). Развитие этого гриба в отличие от многих других (например, вешенки) не зависит от света: шампиньон может расти и на ярком свету, и в полной темноте.

У видов ***рода зонтик* (*Lepiota*)** сухие, реже слизистые шляпки, имеющие светлую окраску (белую, буроватую, желтоватую или красноватую), покрыты крупными чешуйками. Пластинки свободные, часто срастаются между собой в кольцевидное утолщение вокруг ножки — так называемый коллариум (collarium). Ножка с неподвижным кольцом.

Среди его представителей имеются как съедобные, так и ядовитые виды, например смертельно ядовитый вид *L. brunneo-incarnata*. Ядовитым началом здесь служат цианиды. Из-за трудности определения использовать грибы из этого рода в пищу не рекомендуется.

Виды ***рода макролепиота* (*Macrolepiota*)** (также иногда по-русски называемые «зонтики») отличаются особенно большими размерами плодовых тел (до 0,5 м и более; это самые крупные плодовые тела среди агарикоидных гименомицетов) и тем, что кольцо на ножке подвижное, т.е. его можно легко двигать, как кольцо на пальце человека. Могут образовывать «ведьмины круги» («ведьмины кольца»). Виды этого рода съедобны; из них особенно ценится зонтик пестрый (*M. procera*).

У видов ***рода навозник* (*Coprinus*)** плодовые тела разных размеров, с яйцевидной, колокольчатой или цилиндрической шляпкой. Окраска шляпки светлая (белая, серая, желтоватая). Она может быть гладкой или покрытой хлопьями, а также волокнистой или радиально-рубчатой. Пластинки свободные. Споры темные, поэтому пластинки, сначала белые, с возрастом темнеют и становятся чернильно-черными. Мякоть шляпки при созревании расплывается в черную жидкость (претерпевает автолиз), отчего виды данного рода называют еще «чернильные грибы».

В основном это типичные копрофилы (родовое название «Coprinus» происходит от греч. «copro» — навоз, помет). Они встречаются почти по всему земному шару, поселяясь на помете травоядных животных, на хорошо удобренной почве. Есть также виды, обитающие на гнилых пнях и другом разлагающемся растительном материале.

Плодовые тела у большинства видов навозников съедобны, но только до начала автолиза. Кроме того, их совершенно нельзя употреблять в пищу со спиртными напитками, так как в этом случае возникают сильнейшие отравления (вплоть до смертельного исхода). Именно из навозников было получено вещество антабус, используемое для лечения от алкоголизма.

Один из самых распространенных видов рода — навозник лохматый, или белый (*C. comatus*) (см. рис. 200, *Д*). Его сравнительно крупные съедобные пло-

* Некоторые авторы считают, что данный вид — тот же самый, что и еще раньше описанный, — шампиньон буреющий (*A. brunnescens*).

довые тела особенно часто встречаются на богатой перегноем почве: на огородах, в парках, на мусорных кучах возле домов и т.д. Во Франции этот гриб успешно выращивают в пищевых целях.

Из несъедобных видов со сравнительно мелкими плодовыми телами чаще всего встречается навозник домовый (*C. domesticus*). У него, как и у некоторых других представителей рода, в лаборатории на искусственных питательных средах легко удается получать нормальные плодовые тела. Эти грибы используют в экспериментальных исследованиях, например в области генетики.

Род Hypholoma отличается тем, что тонкое паутинистое покрывало оставляет повисающие по краю шляпки хлопьевидные волокна. Окраска плодовых тел разная. Споры фиолетовые. Виды этого рода — сапротрофы или (реже) паразиты на древесине. Ложноопенок (ложный опенок) серно-желтый (*H. fasciculare*) — ядовитый гриб, внешне напоминающий осенний опенок, но отличающийся от него, прежде всего, окрашенными спорами (у осеннего опенка они бесцветные). Вещества, которыми обусловлена токсичность ложноопенка, не идентифицированы.

К этому роду близок ***род Kuehneromyces***. Его шляпки, имеющие гладкую поверхность, содержат в своей ткани особые толстые окрашенные клетки хризоцистиды и способны менять внешний вид в зависимости от влажности. Наиболее распространенный и известный вид этого рода — летний опенок (*K. mutabilis*). Он обитает на древесине различных пород и успешно культивируется в ряде стран Европы на древесине и опилках.

Псилоцибе (***Psilocybe***) — обширный род, насчитывающий около полутораста видов. У большинства из них плодовые тела мелкие, с конической или колокольчатой шляпкой и тонкой ножкой. Для 81 вида этого рода показано галлюциногенное действие. Они же характеризуются посинением мякоти при надавливании или на изломе. Интересно, что такое же явление характерно и для других агарикоидных гименомицетов, обладающих галлюциногенным действием (из родов *Stropharia*, *Conocybe* и *Gymnopilus*). Ряд видов рода *Psilocybe* может выращиваться и спорулировать в культуре.

P. mexicana и еще некоторые близкие виды известны как «священные грибы» («теонана́катль»), издревле используемые при определенных религиозных обрядах у туземцев Мексики. Из них были выделены соединения-галлюциногены — псилоцин и псилоцибин. Псилоцин нестабилен и легко окисляется. По-видимому, именно его окислением и обусловлено вышеупомянутое посинение мякоти при повреждении. Оба вещества — *n*-метилированные триптамины; псилоцибин — фосфатный эфир псилоцина. По галлюциногенным свойствам они близки к LSD (диэтиламину d-лизергиновой кислоты — см. род *Claviceps*, с. 204). Они воздействуют в течение 1—4 ч на центральную нервную систему после короткого латентного периода (примерно от 15 мин до 1 ч), вызывая нарушения осязания и зрения. Ощущения могут быть диаметрально противоположными: или состояние эйфории, раскованности, или же, наоборот, состояние депрессии, агрессивности. Связано это может быть с рядом факторов: дозой, физиологическим состоянием организма и др. Поэтому у многих специалистов вызывают опасения попытки создания на базе этих веществ тонизирующих препаратов.

Отличительная особенность обширного ***рода паутинник*** (***Cortinarius***) — наличие нежного паутинистого частного покрывала (кортины), идущего от кра-

ев шляпки к ножке. Споры бурых тонов. Паутинники широко встречаются в лесах; по-видимому, многие из них — микоризообразователи.

Некоторые паутинники ядовиты, в частности *C. orellanus*. Этот вид стал причиной массового отравления в Польше в 1952 г.: одновременно отравилось 102 человека, из которых 11 умерли.

У видов ***рода волоконница*** (***Inocybe***) шляпка обычно правильная, коническая или колокольчатая, реже плоско выпуклая, в центре с бугорком или без него. Кожица на ней шелковисто-волокнистая, блестящая, иногда чешуйчатая, часто радиально растрескивающаяся. Мякоть тонкая, не сочная, при надломе и на воздухе иногда изменяет окраску. Пластинки приросшие, иногда зубцом, часто выемчатые, позднее почти свободные, сперва бледно-бурые, потом темнеющие до коричневых, реже пурпурных или оливковых. Ножка иногда внутри полая, шелковистая, иногда чешуйчатая. Имеются съедобные и ядовитые виды.

Встречаются смертельно ядовитые грибы. Признаки отравления проявляются через 1,5—2 ч: наблюдаются сильное слюнотечение, потоотделение, озноб, судороги, ослабление зрения, может быть нарушение дыхания. В тяжелых случаях может наступить смерть или продолжительное бессознательное состояние. Выздоровление или смерть наступают на второй день.

К числу смертельно ядовитых грибов относится волоконница Патуйяра (*I. patouillardii*) — вид, мало известный в обиходе. Она интересна тем, что строго приурочена к нейтральным или слабо щелочным почвам. Ее можно использовать как индикатор состояния почвы. Шляпка колокольчатая, позже распростертая, с бугорком, часто эксцентрическая, волокнистая, немного блестящая, красноватая, диаметром 3—8 см. Пластинки приросшие, широкие, розовые, позже ржаво-коричневые, с красноватыми пятнами. Ножка ровная или к основанию вздутая, того же цвета, что и шляпка, но светлее.

Из агарикоидных базидиомицетов лихенизированы некоторые виды рода *Omphalina*, например *O. luteolilacina*. У этого вида между псевдопаренхиматическими слоями из гиф находится довольно толстая прослойка из водоросли.

Гастероидные базидиомицеты

Гастероидные базидиомицеты, или гастеромицеты, — очень полифилетическая группа. Базидии этих грибов такие же, как и у гименомицетов, но базидиоспоры созревают внутри плодовых тел и не отрываются активно от базидий. Они освобождаются в результате разрыва или общего разрушения оболочек плодового тела. У некоторых гастеромицетов, как и у трюфелей из аскомицетов, замыкание плодовых тел произошло в связи с переходом к подземному образу жизни. Мицелий образует довольно мощные тяжи, на которых в почве закладываются плодовые тела. У одних видов они остаются в почве постоянно, у других в той или иной мере выходят на поверхность.

Плодовые тела имеют хорошо выраженную оболочку — перидий. Он может быть разной толщины — от совсем тонкого, как бумага, до достаточно толстого — и состоять из одного или нескольких слоев. В двуслойном перидии внешний слой — *экзоперидий*, внутренний — *эндоперидий*; в трехслойном перидии внешний и внутренний слои имеют те же названия, средний слой — *мезоперидий*.

Внутри перидия находится фертильная часть плодового тела — *глеба* (лат. gleba — ком, глыба), имеющая видовые различия. Она может быть мономитической, т.е. состоит только из тонкостенных генеративных гиф, или димитической, состоящей как из генеративных, так и из скелетных гиф. Толстостенные скелетные гифы обычно называют *капиллицием*. В глебе образуются различной формы полости — камеры, разделенные прослойками ткани, называемыми *трамами*. В камеры вдавливаются из окружающей ткани базидии с базидиоспорами.

Выделяют несколько типов развития и расположения спороносного слоя в глебе (рис. 201):

1) *равномерный* — базидии расположены равномерно по всей глебе, не образуют правильного гимения и возникают беспорядочно на сплетении гиф (род *Tulostoma*);

2) *лакунарный* (рис. 201, *А*) — в недифференцированной первичной ткани появляются замкнутые камеры или щели, стенки которых покрыты беспорядочно расположенными базидиями (роды *Scleroderma*, *Nidularia* и др.);

3) *кораллоидный* (рис. 201, *Б*) — в центре глебы имеется бесплодная часть, к периферии от нее идут кораллловидные полости, по стенкам которых находятся базидии с базидиоспорами, расположенные правильным слоем — гимением; центральная, бесплодная, часть глебы образует здесь столбик (роды *Lycoperdon*, *Geastrum* и др.);

4) *многошляпочный* тип (рис. 201, *В*) — спороносные участки глебы формируются в нескольких местах плодового тела независимо друг от друга (род *Clathrus* и др.);

5) *одношляпочный* тип (рис. 201, *Г*)— первая камера глебы развивается как кольцевидная впадина; по мере развития плодового тела она дифференцируется на первичную глебу и вершину столбика; пластинки трамы растут, ветвятся, образуя между собой анастомозы, так что в одном участке глебы формируются камеры, покрытые гимением; этот тип обеспечивает мощное развитие *рецептакула* — спороносца, выносящего глебу после разрыва перидия высоко над поверхностью почвы, что обеспечивает лучшее распространение спор (Phallales).

У всех гастеромицетов базидия представляет собой одноклеточную холобазидию, облик которой в пределах группы сильно варьирует — от удлиненной структуры, мало отличающейся от обычных вегетативных гиф, до яйцевидной

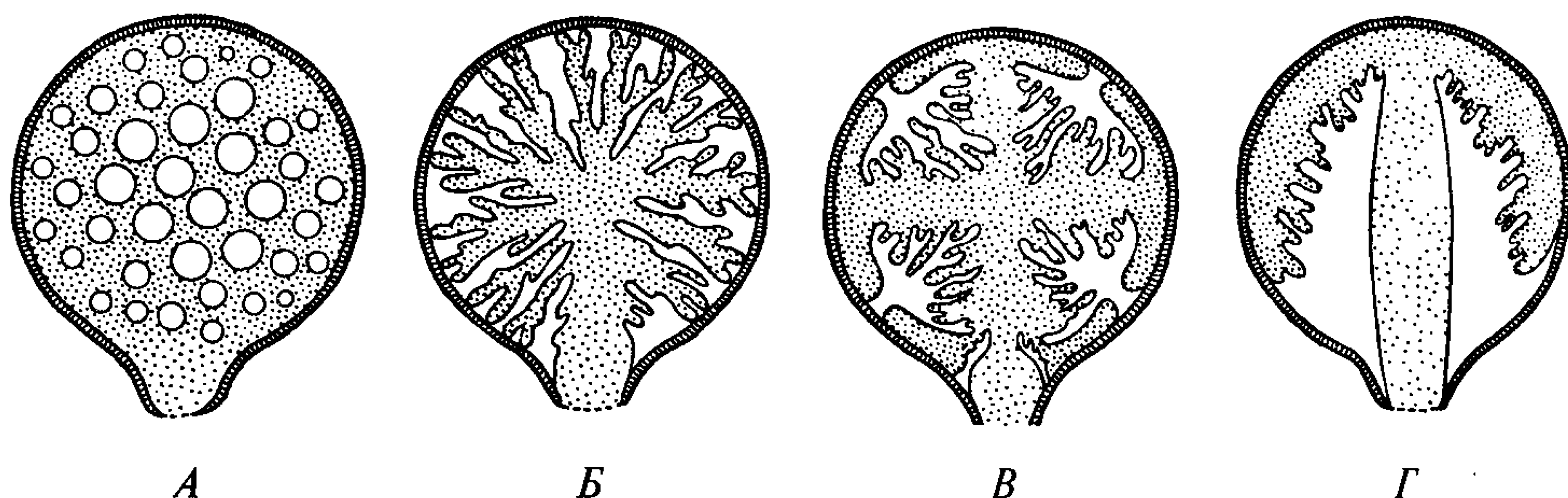


Рис. 201. Типы глебы гастеромицетов:

А — лакунарный; *Б* — кораллоидный; *В* — многошляпочный; *Г* — одношляпочный

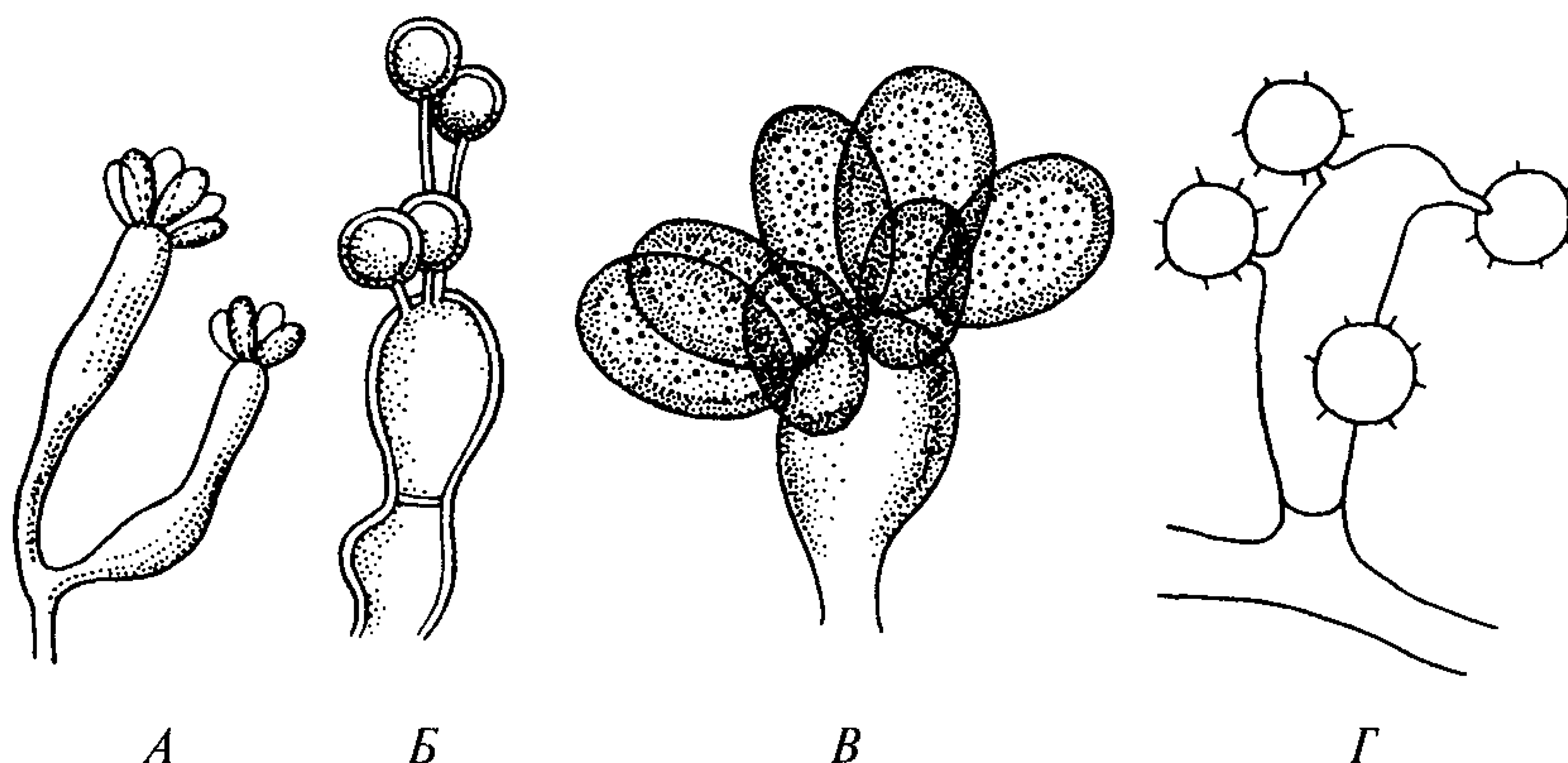


Рис. 202. Расположение спор на базидии у гастеромицетов:
А — *Phallus*; *Б* — *Lycoperdon*; *В* — *Sphaerobolus*; *Г* — *Tulostoma*

или округлой клетки. Базидии могут выстилать гимениальным слоем поверхности, ограничивающие небольшие полости (локулы) в глебе, покрывать специальные участки в плодовом теле, концентрироваться в небольших тельцах — перидиолях — или распределяются в глебе более или менее равномерно.

Базидиоспоры располагаются симметрично по отношению к базидии на коротких или длинных стеригмах и при созревании просто отпадают, иногда вместе со стеригмой или ее частью. Базидии чаще всего несут 4 базидиоспоры, но у многих гастеромицетов это число может быть больше (6—14). Иногда число базидиоспор сильно варьирует в пределах даже рода: например, от 1 до 14 у разных видов рода калостома (*Calostoma*). Форма базидиоспор в зависимости от вида разнообразна — от цилиндрической до яйцевидной или округлой, а поверхность их бывает либо гладкой, либо в разной степени орнаментированной (бородавчатой или бородавчато-сетчатой). Расположение спор на базидии также различно: они бывают почти сидячие или, наоборот, находятся на очень длинных стеригмах, причем последние могут иметь неодинаковую длину. Споры могут быть ориентированы не только вверх, как у гименомицетов, но и вбок и даже прикрепляются к базидии на разной высоте (рис. 202). Оболочки спор чаще толстые и многослойные. У многих видов значительную часть объема спор занимают одно или несколько крупных жировых телец. Почти у всех гастеромицетов базидиоспоры темноокрашенные.

Базидиоспоры первоначально одноядерные, но затем у многих видов делаются двуядерными, еще сидя на базидии. Возможно, что при прорастании они сразу развивают дикариотичный мицелий.

У надземных форм распространение спор осуществляется главным образом за счет ветра и воды. Представители порядка веселковые (Phallales) приспособились к распространению спор насекомыми: споры у них имеют слизистую обвертку, а глеба у зрелых плодовых тел разлагается, издавая резкий неприятный запах. У гастеромицетов с плодовыми телами, находящимися в почве, в распространении спор участвуют некоторые беспозвоночные и млекопитающие. При этом у ряла видов плодовые тела издают запах, привлекающий животных. Споры многих гастеромицетов (как и споры почвенных аскомицетов) способны проходить через пищеварительную систему животных, не теряя всхожести.

Большинство гастеромицетов — сапротрофы или микоризообразователи. Почти все они обитают на суше, однако виды ***рода Nia*** разрушают древесину в морях. Некоторые гастеромицеты используются в пищу и даже могут быть ценными съедобными грибами.

Порядок дождевиковые — Lycoperdales

Плодовые тела обычно среднего размера, но бывают и очень большие: так, у гигантского дождевика (*Langermannia gigantea*) они достигают в диаметре 80 см и более. Почти всегда плодовые тела расположены на поверхности почвы (по крайней мере, во взрослом состоянии). Форма их самая различная: шаровидная, грушевидная, булавовидная или звездообразная.

Перидий состоит из 2—4 слоев. Глеба рыхлая, сначала белая, потом темнеет. Она состоит из многочисленных извилистых камер, разделенных участками стерильной ткани (трамами). Камеры выстланы правильным гимением. Хорошо развит капиллиций. Гифы без пряжек.

Дождевики имеют шаровидные или грушевидные плодовые тела с двуслойным перидием. Они растут на почве, у оснований стволов деревьев, на гнилой древесине. У широко распространенного ***рода дождевик*** (***Lycoperdon***) оба слоя перидия хорошо выражены и резко отличаются друг от друга. Экзоперидий, несущий обычно на поверхности бородавочки, шипики или гранулы, в зрелости разрушается и отпадает, а пленчатый эндоперидий сохраняется. Он имеет на вершине небольшое отверстие, из которого споры выбрасываются даже при незначительном нажатии на плодовое тело (например, от удара по нему капель дождя). Дождевик шиповатый (*L. perlatum*) — один из самых широко распространенных видов дождевиков (рис. 203). Он встречается по лугам и лесным полянам на разных континентах.

Порядок геастровые, или земляные звездочки, — Geastrales

Плодовые тела земляных звездочек при созревании имеют необычную форму, действительно соответствующую своему названию. Перидий у них трехслойный. Экзоперидий и мезоперидий обычно прочно соединены между собой. Клетки мезоперидия гигроскопичные, и когда они разбухают, то оба слоя рассекаются радиальными трещинами на отдельные лопасти, которые отгибаются книзу. Получается 4—12-лучевая звездочка. На вершине эндоперидия возникает отверстие, через которое освобождаются споры. Часто оно снабжено вытянутым в конус или цилиндрическим хоботком — перистомой (рис. 204, *3*). Гифы с пряжками. Базидии выпуклые, с сидящими на коротких стеригмах базидиоспорами, часто в числе больше четырех.

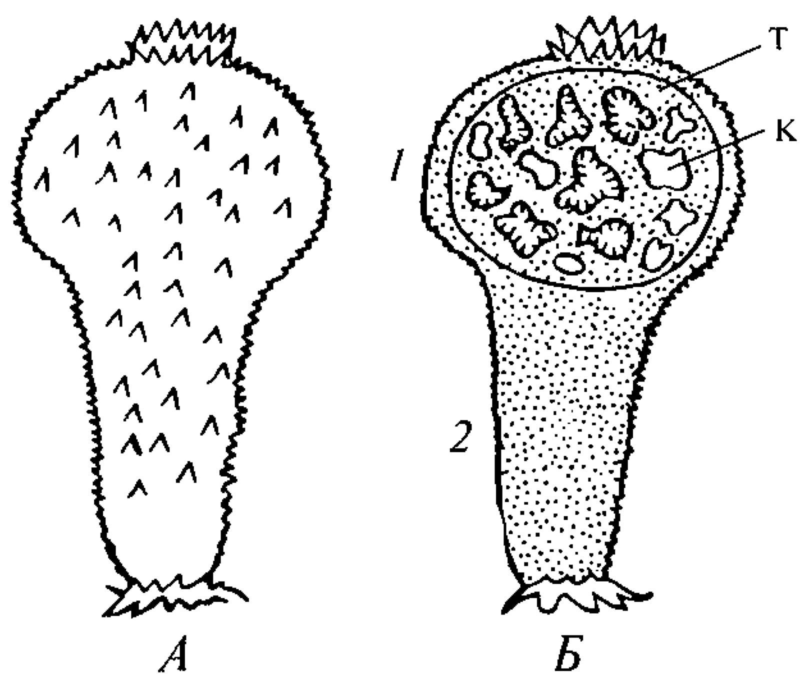
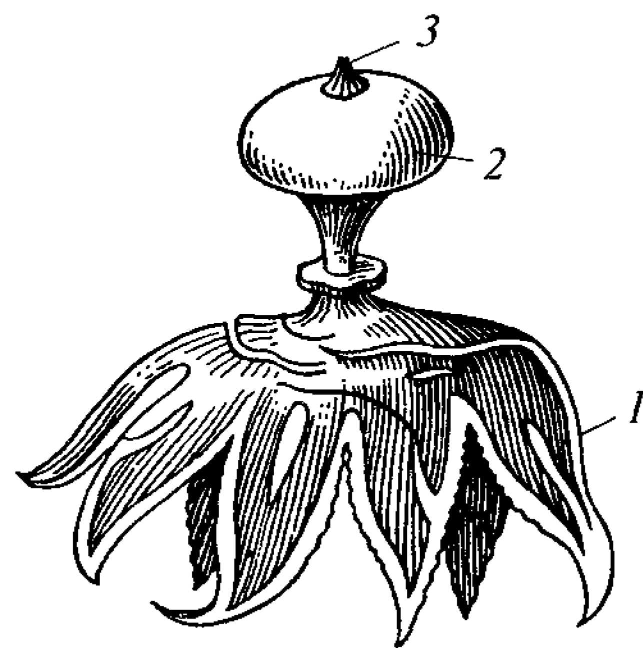


Рис. 203. *Lycoperdon perlatum*:

А — внешний вид плодового тела, одетого перидием; *Б* - разрез плодового тела; *1* — глеба (к — камеры, т — трамы); *2* — бесплодный столбик («ножка»)

Рис. 204. *Geastrum pectinatum*:
1 — экзоперидий; *2* — глеба, одетая эндоперидием; *3* — перистома



Наиболее широко распространены виды ***рода звездовик*** (***Geastrum***) (см. рис. 204), растущие в основном на песчаной почве в хвойных лесах.

Некоторое время назад в Мексике было обнаружено хорошо сохранившееся ископаемое плодовое тело звездовика из позднего кайнозоя. Интерес к нему вызван тем, что плодовые тела аско- и базидиомицетов обычно разрушаются быстро и не переходят в ископаемое состояние.

В отличие от звездовиков у представителей ***рода Radiigera*** отверстие на вершине эндоперидия не образуется и он просто разрушается.

Геастровые имеют определенное сходство с дождевиковыми, с которыми их до сих пор иногда помещают в один порядок. Однако в настоящее время считается, что сходные черты у этих групп — результат конвергенции. Геастровые достаточно близки к веселковым, а дождевиковые — к агариковым.

Порядок склеродермовые, или ложнодождевиковые, — Sclerodermatales

Плодовые тела шаровидные, почковидные или клубневидные, мясистые, сидячие, реже с ложной ножкой, подземные или наземные. Перидий чаще однослойный, толстый, плотный, кожистый или корковидно-пробковый. Поверхность его иногда чешуйчатая или бородавчатая. Глеба сначала белая, сочная, плотная, не разделенная на камеры. Затем она становится черноватой или фиолетовой, со светлыми участками трамы в виде жилок, жестковато-плотной. Образование камер происходит при развитии базидий (базидиолокулярный тип — параллель асколокулярному типу у аскомицетов). При полном созревании глеба превращается в порошок. Капиллиций отсутствует. Гимений правильного слоя не образует даже на ранних стадиях развития. Ложнодождевиковые — сапротрофы, некоторые образуют эктомикоризу.

Наиболее широко распространены виды ***рода ложнодождевик*** (***Scleroderma***). Их плодовые тела обычно овальные, иногда достигающие размера теннисного мяча, частично погруженные в почву. Перидий очень толстый, жесткий, сохраняющийся. В зрелости верхняя часть его хаотично разрывается, открывая темную глебу. Глеба первоначально разделена на отдельные небольшие участки (перидиоли) буровато-пурпурного цвета, отграниченные слоями белых гиф. Однако к моменту разрушения перидия можно видеть только порошащую массу темных спор. Виды этого рода образуют эктомикоризы с различными деревьями и кустарниками.

В лесах очень часто встречается ложнодождевик обыкновенный, или золотистый (*S. aurantium*) с бородавчатым или трещиноватым перидием и своеобразным пряным запахом. Гриб не съедобен, а в больших количествах даже ядовит.

Виды ***рода Astraeus*** называют иногда «ложными земляными звездочками». Перидий их двуслойный. При созревании экзоперидий растрескивается на лопасти. Если плодовое тело находится в сухом состоянии, то лопасти плотно

прижаты к эндоперидию. При увлажнении, напротив, лопасти очень быстро расходятся в стороны, и тогда плодовое тело действительно напоминает плодовые тела настоящих земляных звездочек. Эти виды также образуют эктомикоризы и широко распространены.

Наиболее интересен из этого порядка ***род Pisolithus*** с единственным видом *P. tinctorius*. Плодовые тела разнообразны — от овальных до булавовидных и могут быть более 18 см в высоту. Первоначально глеба состоит из четких перидиолей яйцевидной или округлой формы, особенно хорошо различимых на продольном срезе плодового тела. Вся глеба студенистая и образует желтую жидкость, красящую все, на что она попадает. Это ее свойство использовали в Южной Европе для получения желтой краски.

Созревание спор идет сверху вниз. Перидиоли, становясь сухими, крошащимися, сливаются в общую массу. Споры освобождаются, и в конечном счете от плодового тела остается только стерильное основание.

Этот гриб имеет очень большое значение как микоризообразователь. Считается, что он способен образовывать эктомикоризы с огромным количеством видов деревьев и кустарников. Особенно ценен гриб при возобновлении лесов. Так, он может явно способствовать развитию проростков сосны в неблагоприятных условиях, например на бедных почвах при высоких температурах и низких значениях pH. Разработаны специальные методы инокуляции проростков сосны этим грибом.

В теоретическом плане *P. tinctorius* интересен тем, что, по-видимому, является близким сородичем болетусовых грибов. Первоначально это родство предполагалось в связи с наличием у него пигментов — производных пульвиновой кислоты, характерных для болетусовых. Данные о последовательности нуклеотидов рибосомной ДНК подтвердили эту гипотезу.

В настоящее время такое родство предполагается и для других ложнодождевиковых. Поэтому данный порядок сближают с Boletales или даже объединяют с ним.

Порядок тулостомовые — Tulostomatales

Плодовые тела обычно надземные, хотя у некоторых видов на ранних стадиях развития они располагаются в почве. Это считается приспособлением к обитанию в условиях очень сухого климата. В молодости они шаровидные, яйцевидные или грушевидные. Нижняя часть их деревянистая и суженная, в зрелом виде обычно представляет собой хорошо выраженную ножку. Перидий двуслойный. Глеба сначала состоит из простых камер, разделенных хрупкими пленчатыми прослойками, затем превращается в порошок. Капиллиций имеется.

Род Calostoma отличается тем, что экзоперидий у плодовых тел студенистый, быстро исчезающий. У *C. cinnabarina* этот прозрачный покрывающий эндоперидий яркого оранжево-красного цвета.

У видов ***рода Tulostoma*** плодовые тела мелкие. Их ножки, обычно не превышающие 4—5 см в длину, несут маленькие (до 1 см в диаметре) плодущие головки.

У видов ***рода Battarea*** плодовые тела значительно крупнее, чем у видов рода *Tulostoma*: ножка может превышать 30 см в длину, а плодущая часть — 5 см в диаметре.

Порядок гнездовковые — Nidulariales

Плодовые тела небольшие: 0,5—1,5 см в диаметре. Они начинают развиваться как монолитная структура, а в зрелом виде их перидий растрескивается и представляет собой как бы сидячую чашку, воронку или бокальчик с расположенными внутри (как яйца в гнезде птицы) округлыми или линзовидными тельцами — *перидиолями*. Формируются перидиоли в результате того, что бесплодная трама, образующая прослойки между камерами с гимением, разрушается в средних слоях, а ее слои, непосредственно окружающие камеры, твердеют. Перидиоли или лежат в слизистой жидкости, вскоре высыхающей, или прикреплены к внутренней стенке перидия шнуром (funiculus).

Внутренняя стенка перидиолей выстлана неправильно расположенным гимением. Капиллиций отсутствует. Перидиоли выпадают из плодового тела целиком, и споры освобождаются лишь после разрушения их оболочек. В распространении перидиолей у некоторых представителей (например, видов рода *Cyathus* и *Crucibulum vulgare*) большую роль может играть вода. Капли дождя, падающие сверху на внутреннюю поверхность раскрытого перидия, разбиваются и отскакивают, нередко унося с собой перидиоли на несколько метров (рис. 205). Во влажном состоянии шнур увеличивается в длину до 15—20 см. Его основание (гаптера) очень липкое и легко может приклеиваться к твердым предметам*.

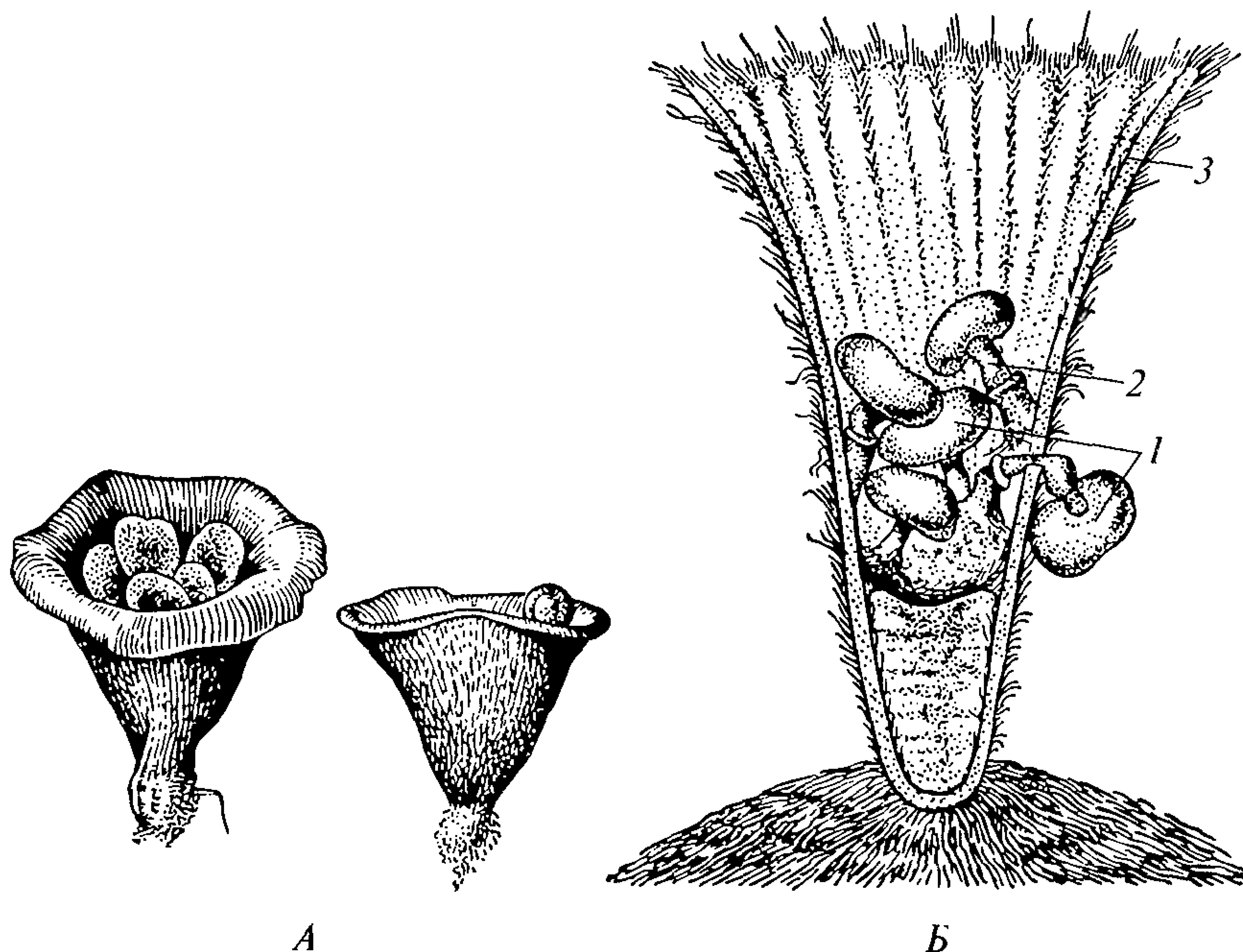


Рис. 205. *Cyathus*:

А — внешний вид; *Б* — продольный разрез плодового тела: *1* — перидиоли; *2* — шнур; *3* — стенка перидия

* Интересно, что очень сходный способ распространения наблюдается при выбросе соредиев из сциф у лишайников рода *Cladonia* и при выбросе выводковых почек из корзинок у печеночников (например, *Marchantia polymorpha*).

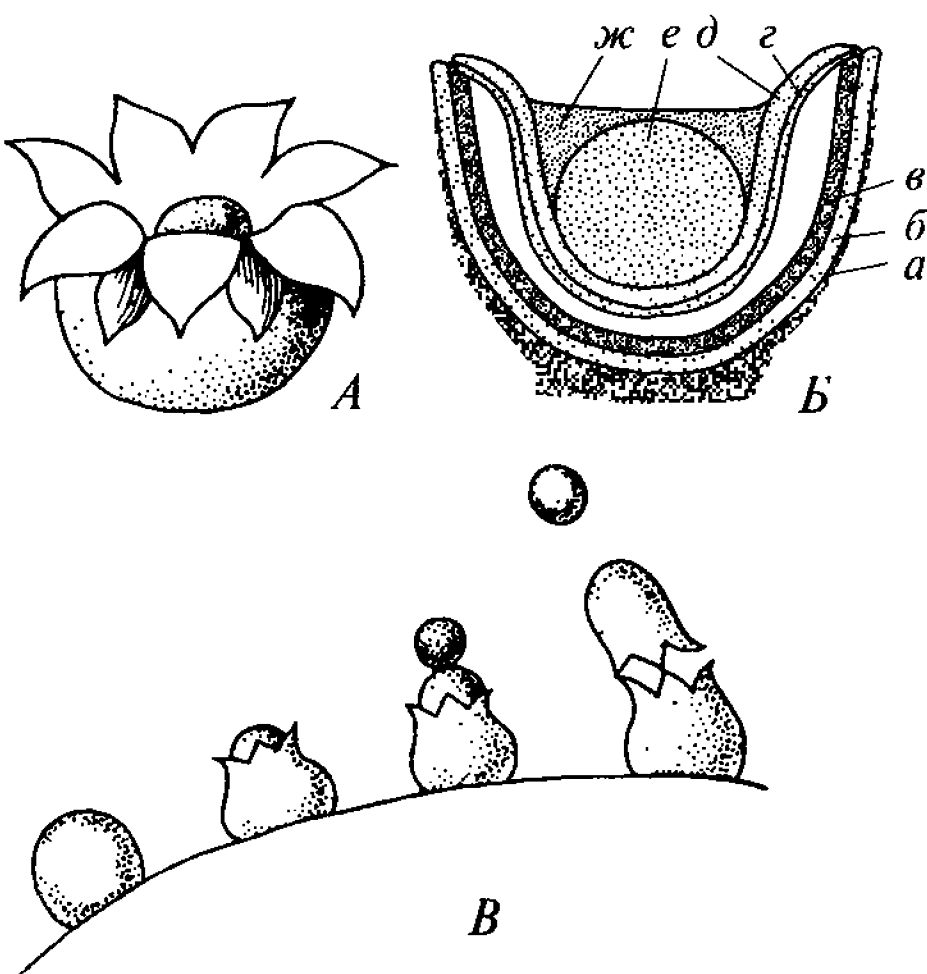


Рис. 206. *Sphaerobolus stellatus*:

А – внешний вид плодового тела; *Б* — разрез плодового тела непосредственно перед выбрасыванием глебы (по: Ц. Инголд, 1957; разъяснение см. в тексте); *В* — последовательные стадии отбрасывания глебы

Число видов порядка невелико, но они широко распространены по всему миру, обитая как сапротрофы на субстратах, содержащих целлюлозу. Их плодовые тела обычно встречаются на опилках, щепках, небольших гнилушках, опавших листьях, остатках травянистых растений. У немногих видов они развиваются прямо на почве, а у вида *Cyathus stercoreus* на помете травоядных животных.

Sphaerobolus stellatus — обычный сапротроф на старой гниющей древесине. Его круглые плодовые тела, имеющие в диаметре около 2 мм (рис. 206, *А*), встречаются обычно группами. Перидий состоит из 6 слоев разного анатомического строения (рис. 206, *Б*): 1) слой рыхло расположенных гиф (*а*); 2) студенистый слой (*б*); 3) псевдопаренхиматозный слой (*в*); 4) слой тангентально расположенных гиф (*г*); 5) палисадный слой (*д*); 6) слой, непосредственно окружающий глебу, представляющую собой единственную перидиоль (*е*). При созревании плодового тела перидий звездчато разрывается от вершины к основанию на 5—8 лопастей, которые отгибаются наружу, обнажая глебу. В это же время псевдопаренхиматозный слой и слой, состоящий из тангентально расположенных гиф (соответственно 3-й и 4-й слои), отделяются друг от друга, оставаясь соединенными только на концах лопастей. Слой, непосредственно окружавший глебу, ослизняется, образуя жидкость (*ж*), где свободно располагается глеба (*е*). Относительно крупные клетки палисадного (5-го) слоя, находясь в контакте с жидкостью, впитывают воду и разбухают. Палисадный (5-й) слой стремится увеличиться, но жесткий слой из тангентальных гиф (4-й) не дает ему сделать это. Наконец, противоречие разрешается тем, что оба слоя быстро и энергично выворачиваются наизнанку, а глеба при этом отбрасывается на расстояние до 5,5 м (рис. 206, *В*).

Порядок веселковые — Phallales

Плодовые тела наземные, кроме представителей ***рода Protubera***. Они закладываются (полностью или частично) в почве на мицелиальных тяжах и при дальнейшем развитии выдвигаются на поверхность в виде крупных шаровидных, яйцевидных или цилиндрических образований, одетых белой плотной оболочкой (вольвой); в этом состоянии их иногда называют «ведьмины яйца». На стадии яйца плодовые тела веселковых можно легко спутать с плодовыми телами дождевиков или находящимися на ранней стадии развития плодовыми телами некоторых агарикоидных базидиомицетов. Развиваются они по так называемому одношляпочному типу (см. рис. 201, *Г*).

Зрелые плодовые тела (после вскрытия перидия) обладают резким неприятным запахом, распространяющимся на расстояние в несколько метров. Он возникает при разложении глебы и служит для привлечения насекомых, которые переносят споры.

Порядок включает около 20 родов, распространенных преимущественно в тропиках.

На территории России чаще всего встречается ***веселка обыкновенная*** (***Phallus impudicus***). Молодое плодовое тело этого гриба, одетое белой оболочкой — перидием, имеет вид крупного яйца (рис. 207, *А*). Внутри него в центре дифференцируется бесплодная часть — рецептакул, в виде цилиндрической полой ножки с губчатыми стенками. У вершины рецептакула в виде колокола, надетого на него, обособляется спороносная глеба. При созревании перидий разрывается, колонка сильно вытягивается в ножку (рецептакул) и выносит наружу глебу (рис. 207, *Б*). При этом скорость роста может достигать 5 мм в минуту — это одна из самых больших скоростей роста в природе. Если на рецептакул нанести две параллельные горизонтальные черты тушью, то при внимательном наблюдении можно видеть, как они постепенно расходятся. Глеба мясистая или студенистая, вначале разделенная на лабиринтовидные камеры. В зрелости она слизистая, так как камеры при ее созревании растворяются и вся она превращается в слизистую массу, содержащую споры. Молодое плодовое тело в стадии яйца съедобно. У видов близкого ***рода диктиофора***, или ***сетконоска*** (***Dictyophora***), имеется индузий — образование в виде ажурной сетчатой юбочки или колокола, спускающегося из-под шляпковидной глебы до половины или до основания рецептакула. В России известен только один вид этого рода — *D. duplicata*, растущий в лесах Приморского края и юга Сибири (рис. 208, *А*).

В зоне широколиственных лесов большими группами встречается ***мутинус собачий*** (***Mutinus caninus***), по форме напоминающий веселку. Рецептакул бледно-оранжевый или красноватый, заострен в верхней части и переходит здесь в тонкую головку, покрытую оливковой глебой (рис. 208, *Б*).

Род решеточник (***Clathrus***) отличается тем, что рецептакул имеет вид сетчатого или решетчатого образования, с внутренней стороны которого находится глеба, выстилающая его толстым слизистым слоем (рис. 208, *В*). У *C. ruber* рецептакул ярко-красный, а глеба оливковая.

В Австралии встречается ***азероэ красная*** (***Aseroe rubra***). Внешне этот гриб напоминает веселку, но

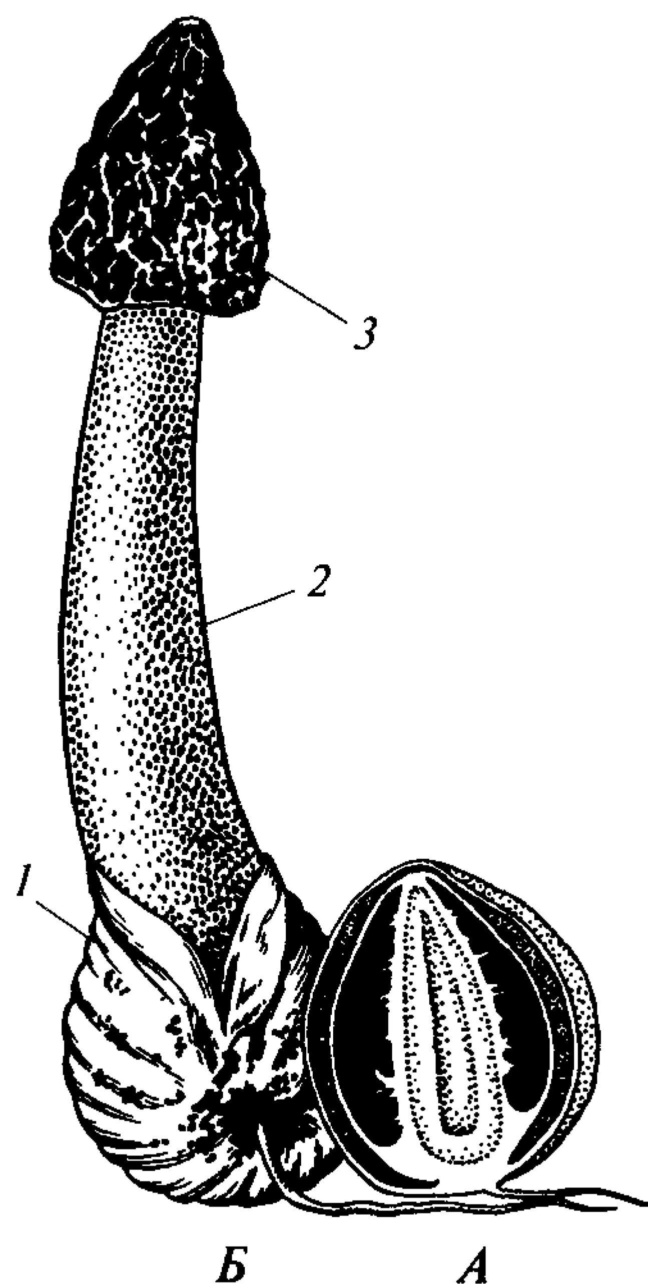


Рис. 207. *Phallus impudicus*:

А — стадия «яйца» в разрезе; *Б* — зрелое плодовое тело; *1* — перидий; *2* — рецептакул; *3* — глеба



Рис. 208. Порядок Phallales. Плодовые тела:
А — *Dictyophora duplicata*; *Б* — *Mutinus caninus*. *В* — *Clathrus ruber*; *Г* — *Aseroe rubra* (*Г* — по Ц. Инголд, 1957)

его глеба сильно уплощена и окружена отходящими в стороны красными стерильными лопастями наподобие лепестков цветковых растений. Их задача — привлечение насекомых (рис. 208, *Г*).

Дейтеромицеты

Дейтеромицеты (несовершенные грибы, митоспоровые грибы) традиционно трактовали как грибы, имеющие вегетативное тело в виде септированного мицелия или отдельных клеток (дрожжи) и размножающиеся только бесполым путем — соответственно конидиями или путем деления либо почкования, не имея половых стадий. На самом же деле под этим понятием давно уже объединяются фактически все анаморфы высших грибов.

В таксонах разного ранга у грибов обычно хорошо выражены две взаимоисключающие тенденции: эволюция в них шла по пути усовершенствования либо полового спороношения (как в случае Sordariales, Pezizales, большинства базидиомицетов), либо же, наоборот, бесполого. В первом случае сохраняются и закономерно встречаются наиболее информативные для систематизации структуры, во втором случае возможность определения положения объекта в системе обычно сильно затруднена. Для таких грибов приходится использовать названия как для анаморф, т.е. применительно только к этой стадии без права распространения его на весь гриб.

Первоначально, когда не был известен плеоморфизм грибов, дейтеромицеты считали одним из крупных таксонов, отличавшимся отсутствием половых спороношений. После открытия плеоморфизма последовали многие работы по установлению связи бесполых и половых стадий, т.е. полного цикла развития гриба (как и в случае ржавчинных). При этом иногда допускались ошибки и за стадии развития одного гриба принимались разные организмы: например, некоторые микопаразиты описывались в качестве стадий их хозяев.

Были разработаны разные подходы к установлению связей половых и бесполых спороношений. Так, в ряде случаев отсутствие телеоморф объяснялось тем, что гриб был гетероталличен, а в наличии имелись организмы только одного полового знака. Такие случаи бывали, например, если паразитический гриб попадал в новое для него место, как некоторые виды мучнисторосяных грибов, попавшие в Европу из Америки (например, *Sphaerotheca mors-uvae*). Часто образование половых спороношений стимулировалось обеднением среды. В отдельных случаях на образование половых стадий влияли определенные вещества, присутствие другого гриба и ряд других факторов. Несмотря на разработку специальных методов получения телеоморф, в случае многих видов положительных результатов получено не было. В настоящее время для интеграции дейтеромицетов в систему аскомицетов и базидиомицетов широко используются молекулярные методы. Однако полную интеграцию дейтеромицетов в естественную (филогенетически ориентированную) систему грибов и поныне можно считать лишь делом далекого будущего.

Необходимо подчеркнуть исключительную важность представителей этой группы в природе и жизни человека.

Несовершенные грибы чрезвычайно широко распространены в природе по всему земному шару. Многие из них — сапротрофы в почве, где составляют значительную часть почвенных грибов. Очень многие обитают как сапротрофы на мертвом растительном субстрате, реже — на субстратах животного происхождения. Все эти грибы принимают активное участие в разложении органических остатков и почвообразовательном процессе. Например, виды формального рода *Trichoderma* — активные разрушители целлюлозы. Некоторые сапротрофные несовершенные грибы вызывают плесневение пищевых продуктов и порчу различных промышленных изделий.

Очень многие несовершенные грибы паразитируют на высших растениях, в том числе и культурных, вызывая увядание, пятнистость, гниль.

Некоторые дейтеромицеты вызывают заболевания животных и человека.

Ряд несовершенных грибов, развиваясь на продуктах питания, выделяет в них токсины, могущие вызывать очень тяжелые отравления.

Многие несовершенные грибы — продуценты биологически активных веществ, используемых при производстве антибиотиков (пенициллина, гризеофульвина, фумагиллина, трихотецина и др.), различных ферментов и органических кислот. Несовершенные грибы, паразитирующие на насекомых-вредителях (энтомофильные грибы) и фитопатогенных грибах (микофильные грибы), используются как средства биологической борьбы с этими вредными организмами.

Существует несколько принципиально различных подходов к построению системы дейтеромицетов.

1. ***По внешнему облику спороношений (конидиом).*** Так, конидиеносцы, в той или иной степени развитые, могут располагаться одиночно на мицелии, группироваться в пучки (коремии), располагаться в виде палисадного слоя (ложа) или находиться внутри вместилища (пикниды). В свою очередь сами эти структуры могут сильно различаться между собой. Конидии могут быть бесцветными (гиалиновыми) или окрашенными, состоять из одной, двух и большего числа клеток, иметь различную форму.

2. ***По типу онтогенеза конидий*** (см. раздел «Сумчатые грибы, или аскомицеты», с. 176).

3. ***По связи с телеоморфами.***

Филогенетически ориентированным можно считать только последний подход, поскольку он направлен на прямую интеграцию дейтеромицетов в систему аскомицетов (реже базидиомицетов). Однако, как уже упоминалось, достоверно установить родственные связи дейтеромицетов, даже прибегая к современным молекулярным методам, сложно (хотя бы из-за огромного их числа). Кроме того, в практическом отношении такая система неудобна из-за того, что сходные конидиальные спороношения могут быть у далеко отстоящих в систематическом плане таксонов аскомицетов, а у близких видов или даже одного и того же вида аскомицетов могут быть очень непохожие анаморфы. Поэтому до сих пор реально можно пользоваться (особенно в практической работе) только системами, построенными на внешних признаках, не забывая, конечно, об их формальности, искусственности. Так, одной и той же телеоморфе могут соответствовать анаморфы, относящиеся к совершенно разным группам. В связи с этим группы принято называть так: формальный класс, формальный порядок и т.д. Соответственно и сами дейтеромицеты могут рассматриваться как формальный отдел. Системы, строившиеся согласно онтогенезу конидий, менее формальны, но и менее практичны.

Приведем один из наиболее распространенных вариантов системы дейтеромицетов.

Формальный класс гифомицеты — Hyphomycetes

Конидиеносцы одиночные, реже собраны в коремии или располагаются на спородохиях. Относящийся сюда единственный формальный порядок (Hyphomycetales) — наиболее обширный и разнообразный в морфологическом и экологическом отношении порядок дейтеромицетов. Соответственно разнообразно и значение его представителей в природе и для человека.

Среди гифомицетов огромное число паразитов на растениях, животных и грибах. Многие имеют очень большое экономическое значение. Гифомицеты, существующие как паразиты насекомых-вредителей и фитопатогенных грибов, нередко значительно снижают численность популяций своих хозяев.

Некоторые гифомицеты — активные хищники. По-видимому, способностью к хищничеству обладают не только широко известные хищные грибы, такие, как виды рода *Arthrobotrys*, но и многие другие. Так, целый ряд почвенных гифомицетов в лабораторной культуре могут образовывать завитки,

что можно считать проявлением потенциальной способности к хищничеству.

Особую группу составляют водные гифомицеты. Впервые они были детально изучены английским микологом С.Инголдом в 1940 г., почему в зарубежной литературе их называют «инголдовы грибы» («Ingoldian fungi»). Конидии их в основном представляют собой ветвистые структуры обычного строения; округлые, эллипсоидные, цилиндрические встречаются значительно реже.

Водные гифомицеты развиваются преимущественно на погруженных в воду гниющих листьях практически всех древесных и кустарниковых листопадных пород. Встречаются они и на веточках и иглах хвойных. Кроме того, субстратом для них могут служить остатки высших растений, газетная бумага и т.д. Отмечалось и развитие водного гифомицета на икре рыб.

Водные гифомицеты распространены в пресных и солоноватых водоемах, но в последних встречаются значительно реже. Они играют существенную роль в разложении органических остатков растительного происхождения и образовании детрита в водоемах.

Многие гифомицеты широко используются в микробиологической промышленности как продуценты антибиотиков, ферментов и других веществ.

Наиболее широко распространены гифомицеты, относящиеся к формальным родам *Penicillium* и *Aspergillus*. О них уже говорилось при рассмотрении порядка Eurotiales. Упоминалось также и о *Botrytis cinerea* — анаморфе гриба из порядка Leotiales, вызывающего серую гниль самых разных культурных растений, и ряде других фитопатогенных организмов.

Очень широко распространены в природе виды формального рода *Fusarium* (рис. 209) — анаморфы некоторых Hypocreales. У большинства его представителей образуется два типа конидий — макро- и микроконидии. Первые (рис. 209, *Б*) имеют серповидную или веретеновидную форму, состоят из нескольких клеток, довольно крупные. Вторые (рис. 209, *В*) — мелкие, одноклеточные, реже с 1—2 поперечными перегородками.

Многие из этих грибов обитают как сапротрофы в почве и на растительных остатках, но значительная часть их — паразиты растений, вызывающие увядания, корневые гнили и другие поражения.

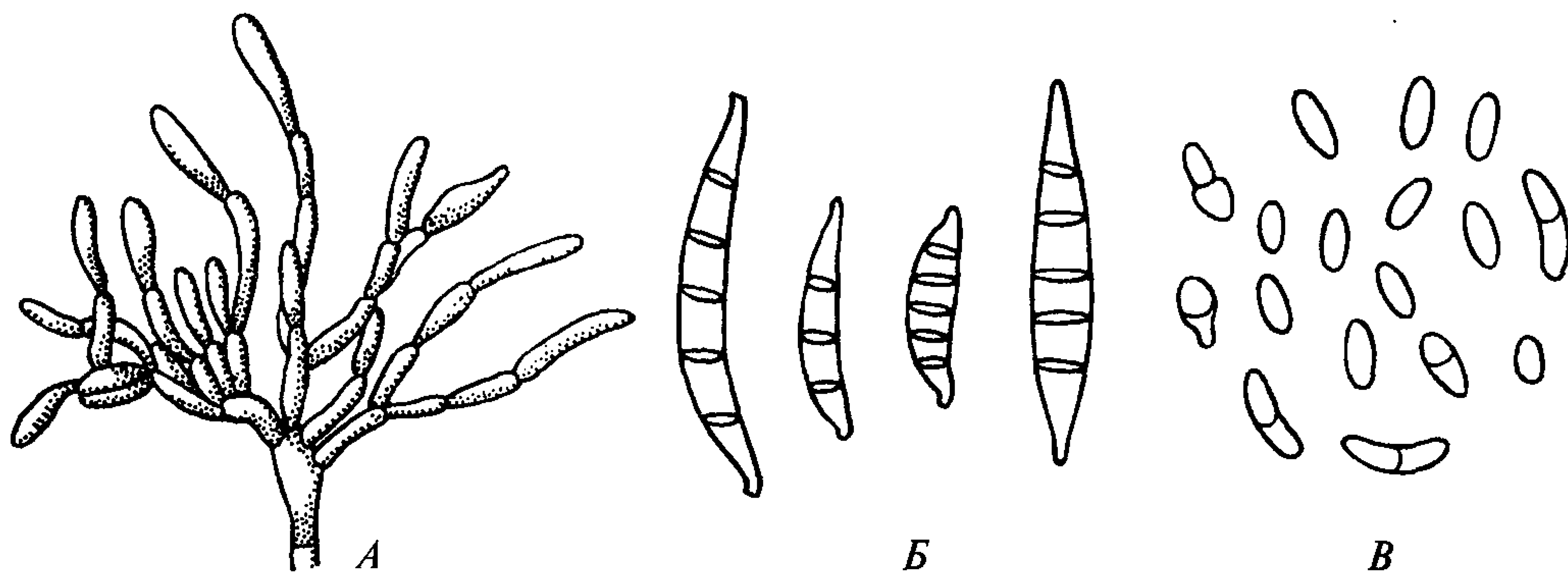


Рис. 209. *Fusarium*:

А — конидиеносец с конидиями; *Б* — макроконидии; *В* — микроконидии

Ряд видов *Fusarium* образует токсины. Развиваясь на зерне или других растительных продуктах, они выделяют вещества, вызывающие отравления людей и животных при употреблении такого зерна в пищу.

Формальный класс целомицеты — Coelomycetes

Конидиеносцы расположены на поверхности плотного сплетения гиф (лож) или внутри пикнид. Класс включает два формальных порядка — меланкониевые и сферопсидные.

Формальный порядок меланкониевые — Melanconiales

Конидиеносцы на ложах. Melanconiales — преимущественно сапротрофы или паразиты на растительном материале.

Паразитные меланкониевые вызывают главным образом пятнистости и антракнозы (пятнистости, сопровождающиеся изъязвлением тканей). Во всех случаях поражаются надземные органы растений, на которых образуются разного рода пятна. Этот тип поражения приводит чаще всего к потере листьев, порче плодов и ослаблению растений. Некоторые меланкониевые служат причиной опасных заболеваний культурных растений, например виды формальных ***родов Gloeosporium*** и ***Colletotrichum***.

Формальный порядок сферопсидные — Sphaeropsidales

Конидиеносцы в пикнидах.

Сферопсидные обитают как сапротрофы на растительных остатках, иногда встречаются в почве, могут вызывать повреждения различных материалов и промышленных изделий. Многие виды — паразиты. В основном они поражают высшие растения, вызывая у них пятнистости, некрозы и другие патологические явления. Есть паразиты грибов (например, *Darluca filum* поражает многие ржавчинные грибы) и насекомых. Известны также паразиты рыб из ***рода Phoma***.

Представители обширного ***рода Septoria*** образуют в шаровидных или приплюснутых пикнидах веретеновидные или нитевидные конидии с поперечными перегородками (рис. 210). У некоторых видов известны сумчатые стадии. Все виды рода — паразиты растений, вызывающие у них пятнистости — септориозы. Известны возбудители септориозов злаков (например, *S. graminis*), томатов и многих других растений.

Виды широко известного ***рода Ascochyta*** образуют прямые или слегка изогнутые конидии с одной перегородкой. Они паразитируют на растениях, вызывая пятнистости различных органов — аскохитозы. Широко распространены такие виды, как *A. pisi* — возбудитель аскохитоза гороха, *A. cucumeris* — возбудитель аскохитоза огурцов и др.

Опасное заболевание цитрусовых — усыхание, или мальсекко, вызывает ***Deuterphoma tracheiphila***. Развиваясь в ткани растения, гриб синтезирует токсины, приводя растение к гибели. Пикниды гриба образуются на отмерших

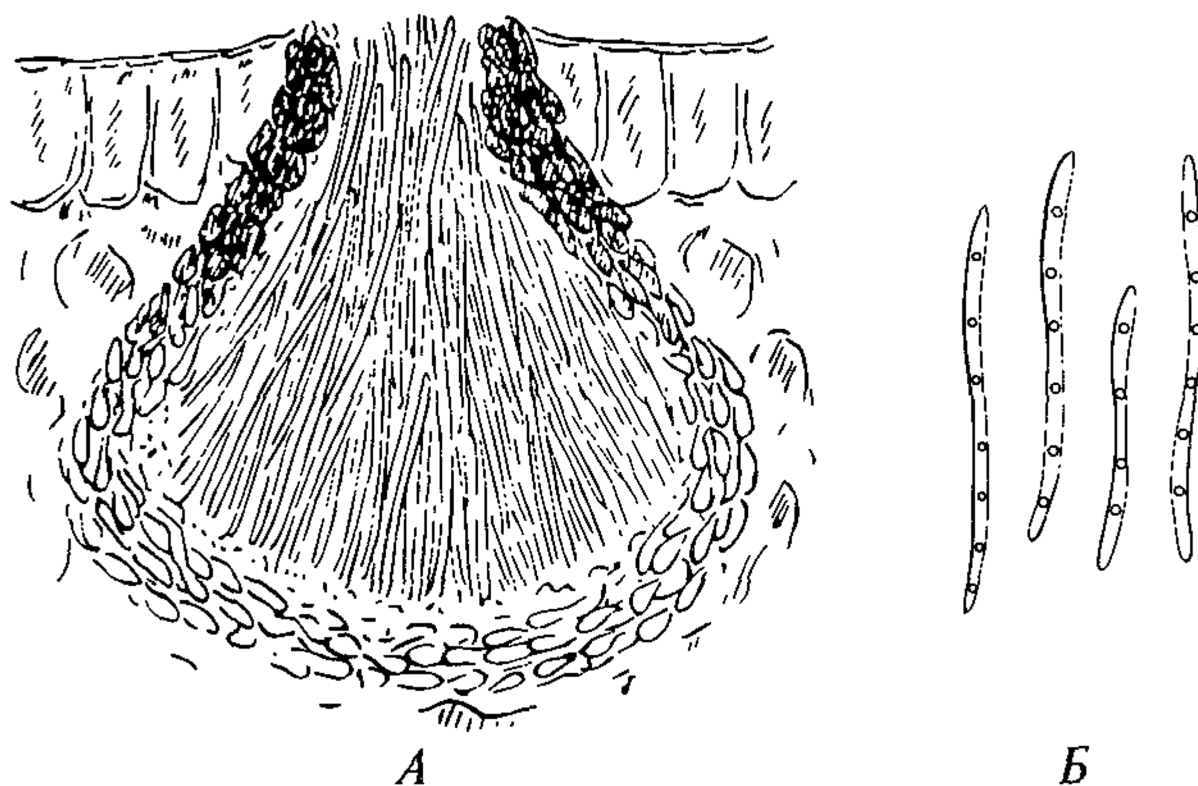


Рис. 210. *Septoria*:
А — пикнида; *Б* — конидии

тканях дерева и содержат массу мелких одноклеточных конидий, выходящих из них в длинном слизистом шнуре.

Из сапротрофных сферопсидных можно назвать часто встречающийся на сухих стеблях растений и участвующий в их разложении вид *Phoma herbarum*. Он образует массу темных пикнид, содержащих одноклеточные эллипсоидные конидии. Хорошо выраженные конидиеносцы у этого гриба отсутствуют, и конидии развиваются из конидиогенных клеток, располагающихся слоем на внутренней поверхности стенки пикниды.

«Несовершенные лишайники»

К этой условной группе относятся лишайники со стерильным слоевищем, размножающиеся соредиями. Описано свыше 100 таких форм на разных субстратах, часто широко распространенных. У некоторых из них иногда находят плодовые тела и тогда их помещают в соответствующие места системы. Установлению положения «несовершенных лишайников» в системе могут способствовать также данные по ультраструктуре, биохимии и молекулярной биологии.

Из этой группы наиболее распространены так называемые ***лепрарии*** (***Lepraria***). Они образуют порошковатые (мучнисто-соредиозные) налеты на разных субстратах: камнях, скалах, стволах деревьев, мхах. Обычно эти налеты беловато-серые (*L. aeruginosa*), иногда зеленовато-желтые (*L. chlorina*) или золотисто-желтые (*L. candelaria*).

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие 3
Введение 4
Место грибов и водорослей в системе органического мира 4
Филогенетические системы 6
Ультраструктура и метаболизм 11
Геносистематика 14

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

ФОТОСИНТЕЗИРУЮЩИЕ ОРГАНИЗМЫ

Строение клетки 19
Клеточные покровы 19
Жгутиковый аппарат 26
Митохондрии 31
Пероксисомы 32
Пластиды 32
Пигменты 37
Запасные продукты 41
Ядро и митотический аппарат 42
Цитокинез 44
Типы морфологической дифференциации таллома водорослей 45
Размножение и жизненные циклы водорослей 47
Распространение и экологические группы водорослей 50
Водоросли водных местообитаний 50
Водоросли вневодных местообитаний 53
Роль водорослей в природе 54
Практическое значение водорослей 55

НЕФОТОСИНТЕЗИРУЮЩИЕ ОРГАНИЗМЫ

Миксомицеты 58
Грибы 58
Грибной таллом 59
Химический состав и метаболизм грибов 65
Наследственность 69
Питание грибов 73
Рост и развитие 74
Бесполое размножение 76
Половое размножение 78
Плеоморфизм 80
Экология грибов 80
Ископаемые грибы 85

Значение грибов в природе и жизни человека 87

СПЕЦИАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

ПРОКАРИОТЫ 94
Отдел синезеленые водоросли (цианобактерии, хлороксибактерии, цианофиты) — Cyanophyta (Cyanobacteria) 94
Порядок хроококковые (субсекция I) — Chroococcales (Subsection I) 116
Порядок плеврокапсовые (субсекция II) — Pleurocapsales (Subsection II) 117
Порядок осциллаториевые (субсекция III) — Oscillatoriales (Subsection III) 118
Порядок ностоковые (субсекция IV) — Nostocales (Subsection IV) 119
Порядок стигонемовые (субсекция V) — Stigonematales (Subsection V) 121
ЭУКАРИОТЫ 122
Царство эвгленобионты — Euglenobiontes 122
Отдел эвгленовые водоросли — Euglenophyta (Euglenophycota, Euglenophycinees, Euglenozoa) 122
Порядок гетеронемовые — Heteronematales 132
Порядок эвтрепциевые — Eutreptiales 133
Порядок эвгленовые — Euglenales 133
Отдел акразиевые — Acrasiomycota (Acrasida) 136
Империя заднежгутиковые — Opisthocontae. Царство — Amoebozoa (Myxobionta) 137
Отдел настоящие слизевики — Myxomycota (или тип Mycetozoa) 137
Класс протостелиевые — Protosteliomycetes 138
Класс собственно слизевики (миксогастровые) — Myxomycetes (Myxogasteromycetes, Myxogastrida) 140
Порядок физаровые — Physarales 142
Порядок стемонитовые — Stemonitales 143
Порядок лицеевые — Liceales 144
Порядок трихиевые — Trichiales 145
Отдел диктиостелиевые — Dictyosteliomycota (Dictyostelida) 146
Царство настоящие грибы — Fungi (Mycota) 147
Отдел хитридиомицеты — Chytridiomycota 148
Порядок спизелломицетовые — Spizellomycetales 151
Порядок хитридиевые — Chytridiales 152
Порядок неокаллимастиксовые — Neocallimasticales 154
Порядок бластокладиевые — Blastocladiales 155
Порядок моноблефаридовые — Monoblepharidales 157
Отдел зигомицеты — Zygomycota 159
Класс зигомицеты — Zygomycetes 160
Порядок мукоровые — Mucorales 161
Порядок димаргаритовые — Dimargaritales 166
Порядок кикселловые — Kickxellales 166
Порядок эндогоновые — Endogonales 166
Порядок энтомофторовые — Entomophthorales 168
Порядок зоопаговые — Zoopagales 170
Класс трихомицеты — Trichomycetes 170
Класс гломеромицеты — Glomeromycetes 172
Микроспоридии — Microsporidia 172
Дикариомицеты 173
Отдел сумчатые грибы, или аскомицеты, — Ascomycota 174

Подотдел тафриномицеты — Taphrinomycotina, или архиаскомицеты — Archiascomycotina ... 182
Класс тафриномицеты — Taphrinomycetes ... 182
Порядок тафриновые — Taphrinales ... 182
Порядок протомицетовые — Protomycetales ... 184
Класс неолектомицеты — Neolectomycetes ... 184
Класс схизосахаромицеты, или делящиеся дрожжи, — Schizosaccharomycetes ... 185
Подотдел сахаромицеты — Saccharomycotina, или гемиаскомицеты — Hemiascomycotina ... 186
Подотдел собственно аскомицеты — Ascomycotina, или пезизомицеты — Pezizomycotina ... 187
Класс эвроциомицеты — Eurotiomycetes ... 187
Порядок эвроциевые — Eurotiales ... 188
Порядок онигеновые — Onygenales ... 190
Класс сордариомицеты — Sordariomycetes ... 191
Порядок сордариевые — Sordariales ... 191
Порядок офиостомовые — Ophiostomatales ... 194
Порядок диапортовые — Diaporthales ... 195
Порядок ксиляриевые — Xylariales ... 198
Порядок гипокрейные — Hypocreales ... 199
Порядок микроасковые — Microascales ... 205
Класс дотидеомицеты — Dothideomycetes ... 206
Порядок мириангиевые — Myriangiales ... 207
Порядок артониевые — Arthoniales ... 207
Порядок дотидеевые — Dothideales ... 207
Порядок плеоспоровые — Pleosporales ... 208
Порядок меланоммовые — Melanommatales ... 209
Класс пезизомицеты — Pezizomycetes ... 210
Класс леоциомицеты — Leotiomycetes ... 216
Порядок леоциевые — Leotiales ... 216
Порядок ритисмовые — Rhytismatales ... 219
Класс леканоромицеты — Lecanoromycetes ... 220
Порядок гиалектовые — Gyalectales ... 232
Порядок леканоровые — Lecanorales ... 233
Подпорядок пельтигеровые — Peltigerinae ... 233
Подпорядок леканоровые — Lecanorinae ... 235
Подпорядок кладониевые — Cladoniinae ... 237
Подпорядок телосхистовые — Teloschistinae ... 238
Порядок калициевые — Caliciales ... 239
Класс эризифомицеты — Erysiphomycetes ... 240
Класс лабульбениомицеты — Laboulbeniomycetes ... 244
Отдел базидиомицеты — Basidiomycota ... 246
Класс урединиомицеты — Urediniomycetes, или телиомицеты — Teliomycetes ... 250
Порядок ржавчинные — Uredinales ... 250
Порядок септобазидиевые — Septobasidiales ... 259
Класс устомицеты — Ustomycetes, или устилагиномицеты — Ustilaginomycetes ... 259
Порядок головневые — Ustilaginales ... 260
Порядок экзобазидиевые — Exobasidiales ... 264
Класс собственно базидиомицеты — Basidiomycetes ... 265
Подкласс гетеробазидиомицеты — Heterobasidiomycetidae ... 265

Порядок тюланелловые — Tulasnellales ... 266
Порядок аурикуляриевые — Auriculariales ... 266
Порядок дакримицетовые — Dacrymycetales ... 267
Подкласс дрожалковые, или тремелловые — Tremellomycetidae ... 268
Порядок тремелловые — Tremellales ... 268
Порядок филобазидиевые — Filobasidiales ... 269
Подкласс гомобазидиомицеты — Homobasidiomycetidae, или собственно базидиомицеты — Basidiomycetidae ... 269
Гименомицеты ... 270
Афиллофороидные гименомицеты ... 273
Порядок лисичковые — Cantharellales ... 275
Порядок пориевые — Poriales ... 277
Порядок гименохетовые — Hymenochaetales ... 280
Порядок ганодермовые — Ganodermatales ... 281
Порядок телефоровые — Thelephorales ... 282
Порядок полипоровые — Polyporales ... 283
Агарикоидные гименомицеты ... 284
Порядок болетовые — Boletales ... 286
Порядок сыроежковые — Russulales ... 289
Порядок агариковые — Agaricales ... 290
Гастероидные базидиомицеты ... 297
Порядок дождевиковые — Lycoperdales ... 300
Порядок геастровые, или земляные звездочки, — Geastrales ... 300
Порядок склеродермовые, или ложнодождевиковые, — Sclerodermatales ... 301
Порядок тулостомовые — Tulostomatales ... 302
Порядок гнездовковые — Nidulariales ... 303
Порядок веселковые — Phallales ... 304
Дейтеромицеты ... 306
Формальный класс гифомицеты — Hyphomycetes ... 308
Формальный класс целомицеты — Coelomycetes ... 310
Формальный порядок меланкониевые — Melanconiales ... 310
Формальный порядок сферопсидные — Sphaeropsidales ... 310
«Несовершенные лишайники» ... 311

Учебное издание

Тарасов Константин Львович,
Белякова Галина Алексеевна,
Дьяков Юрий Таричанович

БОТАНИКА

В 4 томах

Том 1

Водоросли и грибы

Учебник

Редактор *М. А. Есакова*
Технический редактор *Е. Ф. Коржуева*
Компьютерная верстка: *Л. А. Смирнова*
Корректоры *В. А. Жилкина*, *Г. Н. Петрова*

Изд. № 101109701. Подписано в печать 29.06.2006. Формат 70×100/16.
Гарнитура «Таймс». Бумага офсетная № 1. Печать офсетная. Усл. печ. л. 26,0.
Тираж 3000 экз. Заказ № 743.

Издательский центр «Академия». www.academia-moscow.ru
Санитарно-эпидемиологическое заключение № 77.99.02.953.Д.004796.07.04 от 20.07.2004.
117342, Москва, ул. Бутлерова, 17-Б, к. 360. Тел./факс: (495)330-1092, 334-8337.

Отпечатано с электронных носителей издательства.
ОАО "Тверской полиграфический комбинат", 170024, г. Тверь, пр-т Ленина, 5.
Телефон: (4822) 44-52-03, 44-50-34, Телефон/факс (4822) 44-42-15
Home page - www.tverpk.ru Электронная почта (E-mail) - sales@tverpk.ru

